

На правах рукописи

КУРХИНЕН
Юрий Павлович

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ И ТЕТЕРЕВИНЫЕ ПТИЦЫ
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ В УСЛОВИЯХ
АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ
ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

03.00.08 – Зоология
03.00.16 - Экология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Петрозаводск – 2001

Работа выполнена в Институте леса Карельского научного центра Российской Академии Наук

Научный консультант:

чл.-корр. РАН, доктор биологических наук, профессор
Э.В.Ивантер

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Н.М. Окулова
доктор биологических наук,
В.Б. Зимин
доктор биологических наук
И.Л. Туманов

Ведущая организация:

Карельский государственный
педагогический университет

Защита состоится " " 2001 г. в 14 часов на заседании
диссертационного Совета Д 212.190.01 Петрозаводского государственного
университета (185640, РК, Петрозаводск, пр. Ленина, 33)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета.

Автореферат разослан " " 2001 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

С.Д.Узенбаев



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Глобальные изменения структуры лесного покрова Северной Европы, происходящие в результате интенсивного хозяйственного освоения лесов, сопровождаются значительными изменениями в биологическом разнообразии и структуре экосистем, в том числе их неотъемлемой составной части – населения позвоночных животных. Эти изменения не ограничиваются трансформацией отдельных биогеоценозов, но изменяют облик крупных лесных ландшафтов или даже целых географических комплексов.

Фенноскандия относится к числу наиболее освоенных человеком регионов таежной Европы. При этом самой распространенной и интенсивной формой антропогенной трансформации таежных лесов является лесопользование (в т.ч. лесозексплуатация). Экологические последствия такой трансформации, несомненно, должны иметь свою специфику в разных частях Фенноскандии. Эта специфика может быть обусловлена традициями хозяйственного использования лесов, но особенно – ландшафтно-географическими условиями регионов. Однако в деталях она практически не изучена. Поэтому особенную актуальность приобретает изучение как общих закономерностей, так и региональной и ландшафтной специфики воздействия лесозексплуатации на структуру местообитаний, видовой состав, разнообразие фаунистических комплексов, а также численность популяций хотя бы фоновых видов млекопитающих и тетеревиных птиц. Подчеркнем, что в данном аспекте проблемы (последствия влияния лесозексплуатации на видовое разнообразие, численность и территориальное распределение популяций) упомянутая группа видов оказалась в Фенноскандии значительно слабее изучена, чем другие группы животных, например мелкие воробьиные птицы или насекомые. Отчасти это обусловлено вполне объективными причинами, например, трудностью изучения охотничьих животных. Это потребовало от нас особого внимания к методической стороне исследований (картографическая основа, методы сбора, обработки и интерпретации данных). Кроме того, степень изученности последствий воздействия лесозексплуатации на фитоценозы таежной зоны Северной Европы оказалась значительно глубже, чем на сообществе позвоночных животных (в т.ч. млекопитающих), которые активно взаимодействуют с фитоценозами в процессе вторичной сукцессии экосистем после сплошной вырубki древостоя. В результате из поля зрения экологов фактически выпадал важный компонент экосистемы, без изучения которого невозможно квалифицированно судить о характере реакции на рубку и о механизме вторичной сукцессии экосистемы в целом.

Сравнительный анализ последствий лесозексплуатации в разных регионах Северной Европы и выработка общих концепций охраны таежных экосистем, несколько осложняется спецификой методических подходов у представителей разных стран. При этом комплекс проблем остается общим для всей таежной Европы. Между тем, объединение методических подходов могло бы существенно повысить качество результатов разработки поставленной проблемы. Поэтому весьма актуальной является и задача синтеза разных методов картографирования, сбора, обработки и интерпретации данных, с использованием позитивных черт западноевропейского (скандинавского) и российского направлений ландшафтной экологии. Ее решение поможет выработать единую стратегию лесопользования в таежной зоне Фенноскандии, с учетом максимального сохранения естественной, многовидовой структуры сообществ животных и экосистем в целом.

Цель и задачи исследований. Основная цель исследования – на основе синтеза методов зоологии, биогеоценологии и ландшафтной экологии исследовать влияние антропогенной трансформации таежных экосистем Восточной Фенноскандии на структуру местообитаний, состав и разнообразие сообществ, а также численность популяций наземных позвоночных животных (млекопитающие и тетеревиные птицы), определив при этом как общие закономерности данного процесса, так и его региональную, ландшафтную и видовую специфику. При этом решались следующие задачи:

– усовершенствовать методы организации исследований, сбора и обработки данных с учетом специфики объекта исследований (млекопитающие и тетеревиные птицы) и арены экстраполяции данных (экосистемы на разных уровнях организации);

– на основе сравнительного анализа западного и российского направлений ландшафтной экологии (картографическая основа, принципы классификации ландшафтов, методы сбора и обработки данных), оценки их достоинств и недостатков, определить перспективы и формы их совместного использования в данном и последующих исследованиях;

– изучить общие закономерности, а также региональную и ландшафтную специфику воздействия антропогенной трансформации лесных экосистем (в ходе лесозаготовки) на структуру местообитаний, видовой состав и разнообразие биоценологических группировок, а также на численность и территориальное распределение популяций фоновых видов млекопитающих и тетеревиных птиц, используя при этом упомянутые выше методы и подходы;

– на основе моделирования изученных процессов изучить возможности их прогнозирования и предотвращения негативных последствий, а также перспективы формирования оптимальной структуры ландшафтов, учитывающей необходимость максимального сохранения естественного биоразнообразия таежных экосистем;

– изучить динамику взаимосвязей между растительностью и млекопитающими-фитофагами в процессе вторичной сукцессии экосистем на вырубках/

Научная новизна. В методическом аспекте впервые для столь крупного и разнообразного по природным условиям таежного региона была поставлена и выполнена задача – с привлечением большого количества данных массовых учетов (зимний маршрутный учет, авиаучет и авиатаксия местообитаний, и др.) провести анализ влияния антропогенной трансформации таежных экосистем (в ходе лесозаготовки) на структуру местообитаний, состав и разнообразие биоценологических группировок, а также численность и распределение популяций фоновых видов млекопитающих и тетеревиных птиц Восточной Финноскандии. При этом впервые рассмотрение данной проблемы проводилось одновременно на разных масштабных уровнях, как бы «вглубь» территории – от крупных регионов сопредельных стран (и в их пределах) – участков подзон тайги до серии лесорастительных (ландшафтных) районов и 20 типов ландшафта (в пределах Российской Карелии) и, в конечном счете – на уровне сукцессионной серии экосистем в пределах одного, характерного для Восточной Финноскандии природно-территориального комплекса (ландшафта). Показана специфика и необходимость такого многоуровневого подхода для достижения более корректных результатов исследований. Для каждого из этих уровней подобран свой комплекс методов сбора, обработки и интерпретации данных, часть из которых модифицирована лично автором.

Проанализирована специфика методических подходов западного (скандинавского) и российского научных направлений в ландшафтной экологии, выявлены перспективы их совместного использования с целью оптимизации экологических исследований в регионе. Проведена модификация традиционных способов сбора и обработки данных с учетом специфики ландшафтных исследований: метод авиаучета охотничьих животных с одновременной авиатаксией местообитаний и последующей комплексной статистической обработкой (1); система методов оценки кормовых ресурсов и обилия растительных кормовых млекопитающих на ландшафтных профилях и модельных сериях экосистем (2); новый способ оценки видового разнообразия охотничьих животных на больших территориях с использованием данных ЗМУ (3) и др. Разработана система использования дополнительных показателей и индексов, позволяющих лучше изучить проблему с учетом специфики объекта исследований.

Впервые на крупной по площади территории (более 300 тыс. км²) изучено влияние изменений возрастной структуры лесного покрова в ходе лесопользования на видовое разнообразие охотничьих животных, в том числе – с использованием всего арсенала современных статистических методов (различные виды корреляционного анализа, множественный регрессионный анализ и др.). Изучена возможность использования отдельных показателей этой возрастной структуры в качестве индикаторов состояния фаунистических комплексов позвоночных животных тайги. Выявлены «критические пределы» трансформированности возраст-

ной структуры лесного покрова биомы тайги, превышение которых может привести к катастрофическим для фауны последствиям. Показаны последствия применения интенсивных форм лесопользования («скандинавская технология»), в сравнении с их «экстенсивными» формами (сплошные рубки в России, в т.ч. советского периода), с точки зрения их воздействия на среду обитания, видовое разнообразие и численность таежных животных.

Впервые на основе многолетних исследований на конкретных объектах (массивы сосняков площадью 3000, 25-30, 6, 1-2 и менее га) довольно подробно проанализированы последствия фрагментации массивов хвойных лесов для млекопитающих (видовой состав и разнообразие, динамика численности, видовая специфика реакций на фрагментацию, индикаторные виды).

На модельных участках детально и за длительный срок (20 лет с момента рубки) проанализирован ход сукцессии биоценологических группировок таежных млекопитающих после рубки леса и его ландшафтная специфика, вскрыты причины территориальной вариабельности этого процесса. Прослежена вторичная сукцессия биоценологических группировок мелких млекопитающих за 120 лет (от момента рубки сосновых лесов до этапа формирования спелого древостоя).

Впервые в практике эколого-фаунистических исследований с использованием современных статистических методов проанализировано воздействие лесозаготовки на численность и территориальное распределение довольно широкого спектра видов млекопитающих и тетеревиных птиц (26 видов). В состав пунктов установленной схемы анализа вошли все основные процессы, сопутствующие лесозаготовке: трансформация возрастной и породной структуры лесного покрова больших территорий; фрагментация массивов хвойных лесов; формирование мозаичного антропогенного ландшафта; коренная трансформация отдельных биоценозов, их последующая сукцессия с соответствующими изменениями условий среды для обитающих в них видов.

В итоге показано наличие не только видоспецифичной реакции популяций животных на антропогенную трансформацию местообитаний, но наличие региональной, а также ландшафтной специфики этой реакции. При этом выявлено изменение «значимости» того или иного структурного компонента лесного ландшафта (в территориальном распределении животных) от степени его представленности на данной территории (ландшафтная версия широко известных «правила минимума» и «закона толерантности»).

На основе многолетних исследований показано, что даже в условиях таежного севера России млекопитающие-фитофаги (полевки, заяц-беляк, лось) могут весьма активно влиять на ход вторичной сукцессии фитоценозов на вырубках уже на самых ее ранних этапах. При наличии соответствующих условий (определенный состав фитоценоза и локальная концентрация, например, лесей) это влияние может определять не только соотношение древесных пород, но даже тип формирующегося фитоценоза.

На защиту выдвигаются следующие положения:

– широкомасштабные изменения структуры местообитаний таежных животных в связи с лесопользованием, при наличии общих для всей Восточной Финноскандии тенденций, имеют отчетливую региональную специфику, обусловленную разной историей, интенсивностью и технологией лесопользования. Она определяет, в свою очередь, значительные региональные различия в видовом разнообразии и численности популяций охотничьих животных.

– территориальные вариации видового разнообразия охотничьих животных в пределах Восточной Финноскандии главным образом обусловлены неоднородностью структуры лесного покрова. По ряду ключевых показателей структуры таежных ландшафтов определены критические пределы их антропогенной трансформации, превышение которых ведет к катастрофическим для таежной фауны последствиям;

– в процессе изменений структуры лесного покрова происходит неравномерное сокращение видового разнообразия охотничьих животных – в полном соответствии с гипотезой «промежуточного нарушения» (Connell, 1977). Эта гипотеза подтверждается уже в рамках более крупной экологической системы – биомы тайги. Восстановление видового разнообразия

млекопитающих в процессе вторичной сукцессии экосистемы также происходит неравномерно – в соответствии с выдвигаемой нами гипотезой "промежуточного восстановления";

– динамика факторов среды обитания после рубки леса и сукцессия биоценологических группировок мелких млекопитающих на вырубках имеют отчетливую территориальную специфику, которая определяется специфичной мозаикой коренных и производных серийных экосистем конкретной территории;

– для эффективной оценки и прогноза последствий антропогенной трансформации таежных ландшафтов необходимо использование комплекса методических приемов, объединяющих методы западноевропейского и российского направлений ландшафтной экологии, а также применение "многоуровневого" принципа исследований (разная степень генерализации территории).

– реакция млекопитающих и птиц на антропогенную трансформацию таежных ландшафтов видоспецифична. Если рассматривать все довольно многообразные последствия, то нет двух видов с идентичной реакцией. Большинство изученных видов демонстрируют довольно высокую толерантность к антропогенному воздействию, но ее пределы хорошо определяются путем использования специальных статистических приемов.

Практическая ценность и реализация результатов. Результаты исследований реализованы при разработке различных видов районирования (по плотности населения фоновых видов млекопитающих и тетеревиных птиц, по степени отрицательного воздействия леса на сосну, районирование охотничьих угодий, пакет из 5 карт с объяснительными записками). В комплексе с пакетом карт по различным видам районирования лесного покрова (по ресурсным, экологическим и хозяйственным критериям) представленные материалы являются базовыми данными и практическими рекомендациями по сбалансированному использованию многогруппового потенциала лесных экосистем, проектированию оптимальной и территориально сбалансированной сети охраняемых территорий, по проведению экологических экспертиз планов создания промышленных объектов. Материалы работы относятся к базовым данным по региональному мониторингу, анализу критериев устойчивости таежных экосистем и прогнозу возможных их изменений.

Результаты исследований использованы в практике планирования регионального природопользования в виде отдельных разработок или разделов комплексных тем, раскрывающих структуру и динамику таежных экосистем в современных условиях, оценку и рекомендации по минимизации негативных последствий лесопользования на лесные экосистемы и оптимизации природопользования с учетом интересов охотничьего хозяйства.

Эти материалы реализованы в следующих работах прикладного плана, выполненных по заказу: 1. ГКНТ СССР - «Оценка современного состояния и разработка научного обоснования рационального использования и охрана лесных ресурсов в бассейне Онежского озера» (1990); 2. Ленинградского отделения Института «Атомэнергоспроект» - «Оценка современной экологической ситуации в зоне предполагаемого строительства Карельской АЭС и перспектив ее изменения» (1990); 3. Совета Министров Карельской АССР - «Оценка воздействия на окружающую среду альтернативных источников электроснабжения Карелии (1991); 4. Совета Министров Республики Карелия - «Эколого-экономическое обоснование рационального природопользования в условиях Заонежья» (1991) и ряда других. Кроме того, результаты исследований являлись основной составной частью крупного российско-финляндского научного проекта «Влияние состояния коренных таежных лесов на видовое разнообразие и численность охотничьих животных Финляндии и Карелии (сравнительный анализ)», а также составной частью ряда других международных проектов.

Личный вклад. Автор принимал личное участие практически во всех полевых работах, на всех стадиях обработки экспериментальных данных, включая написание отчетов по результатам НИР с 1977 по 2001 гг. Анализ, обобщение и интерпретация представленных в диссертации материалов выполнены лично автором. Он выражает глубокую признательность к с.-х.н. А.Д.Волкову, д.с.-х.н. А.Н.Громцеву, чл.-корр.РАН, проф. Э.В.Ивантеру, д.б.н. П.И. Данилову, проф. Х.Линдену за важную консультативную помощь в процессе подготовки

диссертации, а также всем членам большого творческого коллектива, принимавшим участие в сборе, обработке и оформлении представленных материалов.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались или представлялись на семи региональных конференциях по проблемам повышения продуктивности и рационального использования биологических ресурсов (Петрозаводск, 1981; 1982; 1986; 1987а; 1987б; 1988; 1989), пяти межрегиональных конференциях по проблемам экологии и охраны лесных экосистем (Сыктывкар, 1979; Уфа, 1985; Красноярск, 1985, 1990; Москва, 1990), на двенадцати всесоюзных и всероссийских совещаниях и симпозиумах: «Биологические проблемы Севера» (Апатиты, 1979; Якутск, 1986); «Проблемы кадастра и учета животного мира» (Москва, 1986; Уфа, 1989); «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов» (Москва, 1987); «Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных» (Москва, 1987); «Всесоюзное совещание по грызунам» (Нальчик, 1988); «V съезд ВТО» (Москва, 1990); «Проблемы устойчивости биологических систем» (Харьков, 1990); «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов» (Москва, 1991); «Вопросы прикладной экологии, охотоведения и звероводства» (Киров, 1997); на шести международных симпозиумах и конгрессах: «III международный симпозиум по лесу» (Сыктывкар, 1990); Northern Wilderness Areas: Ecology, Sustainability, Values (Rovaniemi, 1995), Research in Eastern Europe to solve nature conservation problems in the Nordic countries, (Grimso, 1993, Швеция); «Biotic regulation of the environment» (Петрозаводск, 1998); «Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения» (Петрозаводск, 1999); 29 международный конгресс биологов-охотоведов (Греция, 1999), на российско-финляндских научных семинарах (Петрозаводск, 1994; Эво, 1995 и др.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 59 работ, в том числе пять монографии (в соавторстве), практические рекомендации (2), серия статей в центральной и международной печати.

Объем и структура работы. Рукопись объемом стр. состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, 31 приложений, содержит 63 таблицы и 63 рисунка.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Воздействие лесозексплуатации на позвоночных животных таежных экосистем (история и методы исследований, обзор литературы).

В главе дается краткая история исследований, характеризуются основные методические подходы к проблеме. Ранее других применялся подход, который можно назвать **историко-географическим** (Исаков, 1939; Лебле, 1959, Марвин, 1959 и др.). Он заключается в анализе исторических изменений фауны крупных регионов, динамики ареалов и численности отдельных видов, которые совпадают по времени с периодом освоения данного региона лесной промышленностью.

Другой подход – назовем его **серийный**, заключается в оценке изменений видового состава и численности животных на сериях участков биоценозов, отражающих основные этапы вторичной сукцессии (Керзина, 1952, 1956; Турьева, 1956; Ельшин и др., 1988; Курхинен, 1983, 1985 а,б; Banach et al., 1980; Kirkland, 1977; Parker, 1989; Fernandez et al., 1994 и мн. др.). Он очень важен, довольно распространен, но имеет недостатки. В частности, особи крупного подвижного вида (лось, волк и др.) даже в течение суток могут посетить сразу несколько "опытных" участков (вырубки, молодняки, вторичные леса), а заодно и "контроль". Поэтому, хотя вполне правомерно и нужно изучать в сравнительном аспекте "интенсивность использования" того или иного участка из выбранного спектра серии, но было бы алогично на основе этих данных делать выводы о последовательных изменениях численности популяции крупного подвижного вида в ходе сукцессии экосистемы. Особи такого вида используют пусть компактный, но нередко широкий комплекс биотопов за относительно небольшой отрезок времени. Состав этого комплекса отчасти зависит от имеющегося "предложения", т.е. ландшафтной структуры данной территории, что можно обозначить довольно удачным термином – "территориально сопряженный комплекс экосистем" (ИПЭЭ, 1996). Кроме того, фи-

тоценологами убедительно показано наличие территориальной специфики сукцессий растительных сообществ – "ландшафтных комплексов сукцессионных рядов", а том числе в таежных лесах Восточной Финноскандии (Громцев, 2000 и др.). Наличие таких комплексов не может не отразиться на специфике сукцессий видовых группировок позвоночных животных. Поэтому вполне логично использование третьего, ландшафтного подхода, точнее – комплекса методических приемов, присущих ландшафтной экологии животных.

По нашему мнению, существует фактически два независимых направления в ландшафтной экологии животных – западное (Bowers, Matter, 1997; Songer et al., 1997 и др.) и российское (В.А.Кузьякин, 1972, 1979 и др.; Ломанов, 1887; Русаков, Русакова, 1989; Волков и др. с участием автора, 1981, 1989, 1990, 1995 и др.). При этом последнее имеет богатую историю, основанную на глубоких натурных исследованиях (Доппельмайр, 1933; Сдобников, 1938; А.П. Кузьякин, 1962, 1966 и др.). Оба направления имеют свои картографическую основу и методы исследования. Подчеркивается возможность совместного использования методов этих направлений в рамках конкретного исследования, на примере данной работы.

В ходе анализа работ, касающихся оценки видового разнообразия экосистем и его динамики установлено, что к наименее изученным аспектам проблемы относится исследование влияния антропогенной трансформации таежных экосистем на видовое разнообразие млекопитающих и тетеревиных птиц. Для этой группы позвоночных животных абсолютный учет остается дорогим и трудоемким, поэтому расчет специальных индексов видового разнообразия: разнообразия (H) и выровненности (e) (Одум, 1975 и др.) остается проблематичным. Выходом может быть унификация результатов относительного учета, полученных для разных видов или групп животных, например, в форме наиболее простых показателей видового разнообразия (индекс видового богатства), а также совершенствованием картографической основы, способов экстраполяции и обработки данных.

Глава 2. Материалы, объекты и методы исследования.

Исследования проводились в 1977–2000 гг. в Восточной Финноскандии, включая всю территорию Российской Карелии, а также восточную часть Финляндии. Поскольку воздействие лесопользования на таежные экосистемы и их компоненты – разноплановый и неоднородный процесс, в работе осуществлен "многоуровневый" подход к проблеме (в территориальном аспекте). При этом спектр использованных методов изменялся в зависимости от степени генерализации территории: от уровня крупных регионов сопредельных государств (1) до отдельных типов ландшафта (2) а также "серий" биогеоценозов в их пределах (3). В первом случае применялся западноевропейский ("скандинавский") подход к картографии, экстраполяции и обработке данных ("квадратная сетка" и соответствующий комплекс статистических приемов); во втором – российский (ландшафтная карта, классификация и типология ландшафтов, комплексная характеристика и сравнительная оценка местообитаний в ландшафте), в третьем – классический "серийный" подход (лесотипологические карты, типология биогеоценозов, анализ сукцессионных процессов на "сериях"). Специфика такого подхода к проблеме определила необходимость прибегнуть к модификациям существующих методов количественного учета животных (при сохранении их основных характеристик) и использованию оригинальных способов обработки и интерпретации данных.

В качестве картографической основы использовались различные по форме и масштабам карты и картосхемы (топографические, карта лесов и т.п.), в т.ч. оригинальные, ориентированные на решение отдельных задач исследований. Например, исследованию проблемы на уровне крупного региона, с анализом общих закономерностей территориальной динамики видового разнообразия и численности охотничьих животных, более всего соответствует картосхема в форме квадратной сетки и крупными квадратами (50х50 км), которая в свое время была разработана для Финляндии и продлена нами на территорию Карелии. В данном случае материалы по оценке структуры лесного покрова и численности крупных животных на 113 квадратах подвергаются статистической обработке, устанавливаются общие закономерности динамики видового разнообразия и численности популяций крупных млекопитающих и те-

теревинных птиц в связи с динамикой структуры лесного покрова региона. Как показывают наш опыт и литературные данные, имеется довольно сильная территориальная специфика наблюдаемых закономерностей. Все это вызывает необходимость учета территориального фона, "арены" происходящих с позвоночными животными процессов, то есть структуры природно-территориальных комплексов (ландшафтов). Основой этому служит типология, классификация и карта ландшафтов региона, в нашем случае – Карелии. При анализе последствий лесопользования для крупных животных использовалось в том числе совмещение картосхем, например квадратной сетки на картосхему лесорастительного районирования. Ландшафтная карта оказалась ценной при анализе территориальной неоднородности трендов вторичной сукцессии фаунистических группировок млекопитающих после рубки леса.

Сбор данных по инвентаризации лесов проводился Институтами леса КарНЦ РАН и Финляндии при непосредственном участии автора поквартально. Рассчитывалась доля (в % от общей площади квадрата 50х50 км) следующих категорий: леса старше 100 лет; леса от 40 до 100 лет; молодняки; вырубки (необлесившиеся); непродуктивные земли, редины и неудобья; болота (открытые); воды; сельскохозяйственные угодья; застроенные земли; дороги, ЛЭП, просеки; прочие земли (менее 1 %). Данные для Финляндии и Карелии можно успешно объединять для расчетов и сравнительных оценок, с учетом специфики инвентаризации.

Объединенные данные по инвентаризации лесного покрова, видовому разнообразию и численности охотничьих видов млекопитающих и тетеревиных птиц подвергались математической обработке в объеме современной статистической программы SYSTAT (корреляционный, пошаговый множественный регрессионный анализ и т.п.).

Влияние антропогенной трансформации лесного покрова крупных регионов биомы тайги на видовое разнообразие и численность крупных млекопитающих и тетеревиных птиц (уровень крупных регионов – частей биомы тайги). С учетом специфики ЗМУ и спектра видов-объектов исследования, при оценке динамики видового разнообразия охотничьих животных успешно применим достаточно универсальный и простой индекс видового богатства, далее будет обозначаться как ИВБ (Simpson, 1949; Odum, 1986 и др.). Пытаться на основе показателя ЗМУ или обилия (для мелких млекопитающих) объединять данные в одном, более сложном индексе разнообразия (например, Симпсона или Шеннона: Shannon, Weaver, 1949; Margalef, 1963, 1968 и др.) нам представляется на данном этапе нецелесообразным. Предлагается способ анализа видового разнообразия охотничьей фауны по данным ЗМУ, по признаку "наличия-отсутствия" в квадрате за 5 лет того или иного вида из общего списка в 20 видов (группа "всех" видов, включая 4 вида лесных тетеревиных птиц) и из списка в 8 «лесных» видов (белка, куница, россомаха, волк, бурый медведь, рысь, дикий лесной северный олень, глухарь). Для этих двух групп видов поквартально оценивались ИВБ, а также показатель ЗМУ (число следов на 10 км маршрута) в среднем за 5 лет. Помимо указанных выше расчетов ИВБ, для оценки территориальной динамики видовой структуры сообществ применялись некоторые специальные расчеты и индексы, например, так называемый "индекс сходства" (несходства) сообществ (Dajoz, 1972; Odum, 1983), который на первых порах активнее всего применялся в фитоценологии (McIntosh, 1967; Whittaker, 1967).

Изучение ландшафтной специфики последствий лесозексплуатации для животных (уровень лесорастительных районов и ландшафтов). Исследования проводились в процессе маршрутных комплексных ландшафтных исследований примерно в 40 точках региона. Использовались ландшафтная типология и ландшафтная карта Карелии (Волков и др., 1981 и др.). Полевые исследования включали в себя цикл комплексных работ, проводившихся группой специалистов различного профиля (геоморфологов, болотоведов, почвоведов, геоботаников, лесоводов и др.). Подробно методика проведения этих исследований изложена нами в серии публикаций (Волков и др., 1981 и др.). Кроме того, анализировался обширный массив проектных, картографических и фондовых материалов. Сбор фактического материала проводился по системе, включающей как спектр вышеперечисленных методов, так и специальные, например, авиатаксацию местообитаний и авиаучет численности крупных млекопитающих и тетеревиных птиц в лесных ландшафтах. Последний разработан на основе уже имеющегося

опыта авиаучета охотничьих животных и их следов (Герасимов, 1961; Семенов, 1961; Приклонский, Зыков, 1963; Червонный, 1966; Херувимов, 1970; Методы..., 1973; Кузьмин и др., 1984; Новиков и др., 1986 и др.), однако имеет ряд специальных черт, адаптирующих метод к целям наших исследований (Курхинен, Сазонов, Шелхов, 1989). Обработка данных авиаучета проводилась на основе имеющихся рекомендаций (Глушков, 1983; Челинцев, 1986; Методические указания..., 1987; Кузкин, Челинцев, 1989 и др.). Аналогичный способ подсчета следов и авиатаксации местообитаний был использован за рубежом, но позднее (M. St. Georges, 1995), в том числе в США – уже с использованием видеотехники (Sidle, Ziewitz, 1990).

Стационарные исследования последствий сплошных рубок сосновых лесов на структуру местообитаний, видовой состав и разнообразие биоценологических группировок млекопитающих («уровень биоценозов и их «серий» в пределах ландшафта одного типа). При исследованиях воздействия антропогенной трансформации биоценозов на млекопитающих не всегда используются достаточные по размерам пробные участки, причем они не всегда генетически соответствуют аборигенной экосистеме контроля или представляют собой сукцессионный ряд. При этом размеры опытных участков должны учитывать не только подвижность животных – объектов исследования, но и исключать влияние краевого эффекта. Более строгий подход с учетом этих важных методических аспектов резко повышает качество результатов (Ельшин и др., 1988; Куриянова, 1987; Курхинен 1983, 1985; Banach et al., 1980; Helle, 1985 и др.). Это осуществимо при реализации комплексных исследований, с применением методических принципов и подходов, используемых как в биоценологии, так и в ландшафтной экологии. В последнем случае обеспечивается учет взаимного расположения биотопов, которое, как показал наш опыт, существенно влияет на сукцессию биоценологических группировок позвоночных животных после рубки леса и их воздействие на растительность.

Начиная с 1980 г., нами организованы стационарные исследования в подзоне средней тайги Карелии. Основной ключевой участок стационарных исследований площадью более 10 тыс. га расположен в 40 км к северу от г. Петрозаводска (62° с.ш., 34° в.д.). В его пределах выделены контрольные (спелые хвойные леса) и серия опытных участков (20, в т.ч. несколько вариантов открытых вырубок). Подбор опытных участков осуществлялся при строгом соблюдении заранее установленных принципов: (идентичность по расположению относительно форм рельефа, близости водоема и т. п.; достаточная площадь (не менее 5 га).

В качестве контроля выбраны массивы сосняков зеленомошного преимущественно черничного и чернично-травяного типов. Размеры контроля около 30 га (крупный массив, слабая фрагментация) и 6 га (фрагментированный участок). Кроме того, в качестве постоянных участков под наблюдением находились семенная куртина сосны (около 1 га, имеет общую с контролем исходную структуру) и несколько хвойных недорубов. Опытные участки представляют собой фактически серию экосистемы сосняка зеленомошного на различных стадиях вторичной сукцессии после рубки. Все 15 опытных участков объединены нами в несколько групп, соответствующих качественно различным по структуре местообитаний животных стадиям сукцессии биоценоза. Это (1) – открытые вырубки (давность рубки до 4-5 лет, несколько вариантов вырубок разных типов); (2) – молодняки 6-20 лет (преимущественно сосновые и сосново-лиственные молодняки разного состава и густоты); (3) – плотно-сомкнутые древостой 20-40 лет; (4) – вторичные лиственные и смешанные леса, возникшие на месте сплошных рубок. Под постоянным наблюдением находились также опушечные зоны выделенных биотопов. При организации учетных работ на стационарных участках соблюдались принципы синхронности по времени и идентичности по объему учетов на всех контрольных и опытных участках.

Определение типов леса и типов вырубок производилось по геоботанической и лесоводственной классификации (Сукачев, Зонн, 1961; Мелехов и др., 1965 и др.) модифицированной для условий Карелии (Яковлев, Воронова, 1959; Воронова, 1964; Ронконен, 1975). Ши-

роко использовались консультации специалистов (С.С. Зябченко, А.Д. Волков, А.Н. Громцев, А.М. Шелехов, В.А. Коломыцев).

В ходе стационарных исследований реализовывался и ландшафтный подход, заключающийся в использовании более крупных, чем тип биоценоза, природно-территориальных комплексов, в данном случае сравнимых с отдельными участками контура одного и того же ландшафта. Привлечены данные массовых учетов млекопитающих в крупном массиве спелых сосновых и смешанных лесов на территории заповедника «Кивач» (данные А.П. Кутенкова, А.Н. Щербакова). Этот массив расположен в пределах того же ландшафтного контура, что и основные участки опыта и контроля (денудационно-тектонический грядовый среднезаболоченный с преобладанием сосновых местообитаний). Он хорошо изолирован от основного ключевого участка нашей экспериментальной территории автомагистралью Санкт-Петербург–Мурманск, цепочкой озер и сельскохозяйственными угодьями. Таким образом, выделено два крупных, сходных между собой по природным условиям ключевых участка, различающихся только по степени антропогенной трансформации лесов.

Столь подробное рассмотрение методической части обусловлено значимостью, которую мы придаем методической подготовке исследований. Предлагается применять весь комплекс из приведенных здесь методов оценки среды обитания и численности млекопитающих в качестве единой системы, которую можно использовать как при стационарных (биоценологических), так и при маршрутных ландшафтных исследованиях в любой точке таежной зоны Евразии. В качестве образца использования такой системы предлагается способ решения поставленной в диссертации проблемы. Значительная часть из изложенных ниже методов использовалась как при стационарных, так и в ходе маршрутных ландшафтных исследований. Во всех случаях соблюдался уже изложенный выше принцип идентичности по времени и объему учетов.

Определение глубины и плотности снегового покрова (Рихтер, 1945, Щербакова, 1962 и др.), амплитуды суточных температур а также количества травянистых и ягодных кормов производилось точечными промерами и на площадках по 1 м², которые располагались на линиях, проходящих через центр исследуемого биотопа. Запас и потребление веточных кормов определялись по модифицированной методике, созданной на основе уже разработанных способов учета ресурсов древесно-веточных кормов (Курхинен, 1983, 1985). При этом форму, размеры и порядок расположения пробных площадок заимствовали у североамериканских (Parker, Morton, 1978 и др.) а технику подсчета и обработки данных – у российских исследователей (Козловский, 1960, 1971 и др.).

На экспериментальной стационарной территории применялся также комплекс методов массового учета млекопитающих и тетеревиных птиц; взаимно дополняющих друг друга: зимний маршрутный учет охотничьих животных на постоянных и разовых маршрутах (Теплов, 1953; Новиков, 1953; Приклонский, 1973 и др.); учет дефекаций лося и зайца-беляка на примыкающих пробных площадях и полосах 4х25 и 2х50 м., а также на круговых площадках по 10 м² (Юргенсон 1961, 1963; Сорокина, 1977, 1980; Катуркина, 1979; Кузкин, 1986 и др.). Учет численности мелких млекопитающих проводился двумя способами во все сезоны года и одновременно во всех сравниваемых биотопах: а) с помощью ловушек Геро на стандартных линиях (Кучерук, Тупилова и др., 1963); и б) с помощью ловчих конусов, снабженных пятиметровыми направляющими дорожками (Курхинен, 1982 и др.).

Сбор данных осуществлен в 1977-2000 гг. как лично автором, так и при содействии Института леса (группа комплексных ландшафтных исследований под рук. зам. дир. А.Д. Волкова) и биологов Карельского научного центра РАН (лаб. зоологии под рук. П.И. Данилова), заповедника «Кивач» (к.б.н. А.П. Кутенков, А.П. Щербаков), Института охотничьего и рыбного хозяйства Финляндии (проф. Х. Линден). Этим организациям и исследователям автор выражает особую благодарность. Исследования проводились при финансовой поддержке Российской Академии наук, РФФИ, Академии наук Финляндии.

Таким образом, в методическом аспекте удалось решить две основные задачи:

Во-первых – обосновать целесообразность «многоуровневого» подхода (разная степень генерализации территории) при исследовании последствий для животных последовательных этапов лесозаготовки таежных регионов: общие закономерности последствий многолетней трансформации лесного покрова (1); последствия фрагментации таежных лесов отдельных частей региона (2); последствия формирования антропогенного ландшафта, состоящего из мозаики трансформированных рубками экосистем (3); закономерности изменений видового разнообразия, соотношения видов и численности животных после рубки и в ходе восстановительной сукцессии таежных экосистем (4). Во-вторых – решалась задача разработки и совместного применения комплекса методов (картографическая основа, методы сбора, обработки и интерпретации данных), которые характерны для разных направлений (российского и западного) в ландшафтной экологии животных.

Глава 3. Лесные экосистемы Восточной Финноскандии как среда обитания наземных позвоночных животных и современные тенденции в её динамике.

В начале главы дается краткая характеристика лесного покрова региона, типологии лесов и вырубок, сукцессионных процессов в лесных фитоценозах (Яковлев, Воронова, 1959; Воронова, 1964; Первозванский, 1959; Ронконен, 1964; Раменская, 1975; Зябченко, 1984; Волков и др., 1990, 1995; Громцев, 1993, 2000 и др.). Приводятся данные о фаунистических комплексах региона и их динамике (Исаков, 1939; Марвин, 1959; Ивантер, 1974, 1986; Данилов, Русаков, Туманов, 1979; Зимин и др., 1993 и др.). Подчеркивается, что около 40% представителей фауны наземных позвоночных животных обитают здесь у границ своего распространения (Ивантер, 1986 и др.). Высока вероятность появления новых и исчезновения некоторых видов. Этот процесс происходит и в настоящее время. Он в значительной мере связан с лесопользованием и его основной формой и главным фактором трансформации современного лесного покрова региона – лесозаготовкой.

При анализе истории, масштабов и динамики лесопользования в регионе подчеркивается, что в восточной части Финноскандии рубки главного пользования – абсолютно доминирующий антропогенный фактор, в значительной степени определяющий современные тренды трансформации местообитаний таежных животных. Совместно с А.Д. Волковым установлено, что интенсивность лесозаготовительных нагрузок (объем древесины, изымаемой в среднем со 100 га лесной площади) в Финляндии в XX веке были в среднем в 1.6 раза выше. Хотя динамика этого показателя была весьма сходной по обеим сторонам границы (коэффициент корреляции +0.54, $p < 0.001$), в Финляндии интенсивные нагрузки на лесные экосистемы начались гораздо раньше и в начале века намного превышали таковые для Российской Карелии. Кроме того, существовали коренные различия в технологии лесозаготовок и восстановления леса.

Указанные выше различия в интенсивности и технологии лесозаготовок сказались на структуре лесного покрова соседних регионов двух стран (табл.1). Так, доля лесов старших возрастных категорий (старше 100 лет) и неосушенных болот в Карелии соответственно в 1.6 и 5.2 раза выше, тогда как в Восточной Финляндии в 2.5, 3.2 и 28 (!) раз выше представленность соответственно застроенных земель, дорог и сельхозугодий. Представленность средневозрастных древостоев (40 - 100 лет) в Финляндии в 1.4 раза выше, чем в Карелии. Специальные расчеты показали, что этот показатель фактически отражает различия в интенсивности лесопользования в течение 20 века и может служить индикатором степени хозяйственного освоения территории. Еще большие различия между восточной и западной частями исследованного региона проявляются, если сравнивать предлагаемые нами комплексные (суммарные) показатели: если в Восточной Финляндии суммарная доля лесов старших возрастов, болот и неудобий вместе взятых (так называемые ненарушенные территории) в 3 раза уступает антропогенным территориям (вырубки, дороги и т.п.), то в Карелии это соотношение близко 1:1 (табл. 1).

Установлено, что не менее существенные различия по структуре местообитаний животных и степени их антропогенной трансформации имеет место и при расчетах на других

уровнях генерализации территории, в том числе на уровне ПТК (ландшафт, ландшафтный район). Удалось выявить (ANOVA, F – критерий), что для подавляющего большинства ключевых показателей структуры ландшафта (15 из 18) различия между лесорастительными (ландшафтными) районами существенны и статистически достоверны.

Таким образом, существует региональная специфика антропогенной трансформации ключевых показателей структуры местообитаний таежных животных, причем не только на уровне крупных сопредельных регионов двух стран, но и на уровне территорий подзон тайги, лесорастительных районов и типов ландшафта. Исходя из этого, можно полагать, что и последствия такой трансформации для животных должны иметь свою специфику. В пользу данного утверждения свидетельствуют результаты статистической обработки массовых

Таблица 1
Структура местообитаний охотничьих животных (% от общей площади)
в приграничных регионах России и Финляндии

Показатель	Весь регион	в том числе	
		Восточная Финляндия	Российская Карелия
1. Лесная площадь:	64.1±1.18	64.7±1.18	63.6±1.85
– леса старше 100 лет*	16.2±0.93	11.8±1.03	19.4±1.30
– леса 40 - 100 лет*	24.4±1.30	29.5±0.90	20.8±2.04
– молодняки	20.9±0.70	22.3±0.71	19.9±1.08
– вырубки*	2.5±0.17	1.1±0.08	3.5±0.22
2. Неосушенные болота*	14.8±1.30	4.3±0.63	22.4±1.70
3. Внутренние воды*	13.4±0.89	16.3±1.43	11.3±1.07
4. Сельхозугодья*	2.4±0.33	5.1±0.57	0.2±0.05
5. Дороги*	0.6±0.05	0.9±0.09	0.3±0.03
6. Застроенные земли*	1.1±0.14	1.7±0.24	0.7±0.13
В целом:			
А. Ненарушенные территории*	34.0±1.74	22.1±2.18	42.6±2.03
Б. Антропогенные ("нарушенные") территории	51.9±1.63	61.0±1.65	45.4±2.26

* различия между сопредельными регионами статистически достоверны.

многочисленных данных авиаучета охотничьих животных с одновременной авиатакцией местообитаний (7000 км маршрута включает более 250 отрезков, каждый соответствует отдельному ландшафтному контуру). Использовано 4 варианта подбора признаков (от 6 до 99 каждый), которые подвергались пошаговому дискриминантному анализу. Установлено, что (1) все типы ландшафта различаются как по структуре местообитаний, так и по численности популяций некоторых фоновых видов животных; (2) антропогенная трансформация не только не ослабляет эти различия, но может их усиливать. Кроме того, около половины исследованных признаков варьируют от ландшафта к ландшафту довольно сильно (коэффициент вариации 60% и более). При этом наиболее (CV более 90%) варьируют именно признаки структуры и качества местообитаний, связанные с интенсивностью антропогенной трансформации экосистем (представленность лиственных лесов, сельхозугодий и т.п.).

В ходе многолетних стационарных исследований изучена динамика основных абиотических факторов (глубина и плотность снежного покрова, температурный и гидрологический режим) на сериях экосистем после сплошной рубки леса (от свежих вырубок до спелых хвойных лесов). Эти изменения носят сложный характер и зависят не только от динамики структуры фитоценоза в ходе его вторичной сукцессии, но и от рельефа и особенностей лесозаготовки (размер, конфигурация, способ и степень очистки лесосеки т.п.).

Подчеркивается значимость рельефа в изученных динамических процессах. Установлено, что динамика ряда факторов среды таежных животных в условиях интенсивной трансформации лесных экосистем может усложняться и модифицироваться в связи с характером рельефа конкретной территории и положением отдельных биоценозов (находящихся на различных стадиях сукцессии) относительно преобладающих форм рельефа. В ходе многолетних исследований в ландшафтах с различными типами рельефа накоплен значительный фактический материал, касающийся обусловленной рельефом специфики антропогенной трансформации ряда важных для животных факторов среды: глубины, плотности снегового покрова, сроков и темпов снеготаяния, температуры, гидрологического режима, освещенности.

В ходе исследований динамики качества и ресурсов растительных кормов, установлено: а) через 2-3 года после сплошной рубки хвойных лесов значительно возрастает обилие **травянистого корма**, особенно на злаковых и травяноболотных вырубках - в 1.5 - 36 и более раз. Соответственно улучшается база типично зеленоядных видов млекопитающих. После смыкания крон появившегося на вырубке молодняка количество зеленого корма снижается, прежде всего, за счет вейника, луговика, кипрея и т.д., а в спелых древостоях вновь несколько возрастает, но уже характеризуется иным качественным составом: доминированием лесных растений; б) сплошная концентрированная рубка леса в целом отрицательно сказывается на трофических условиях млекопитающих - потребителей семян ели и сосны. Отрицательные последствия могут быть снижены при осуществлении обычных лесохозяйственных мероприятий по содействию естественному возобновлению леса: оставление семенных куртин, тонкомера ели, сохранение хвойного подроста в процессе рубки. Особое значение играет оставление невырубленными водоохранными полос максимально возможной ширины; в) после снижения **урожайности грибов** в первые годы после рубки, наблюдается ее увеличение в молодняках выше уровня, зафиксированного для спелых хвойных лесов. Молодняки и смешанные леса 50-70 лет можно отнести к наиболее продуктивным по урожайности грибов стадиям. г) сплошная рубка леса в целом благоприятно сказывается на **урожае ягод**: через 2-3 года он резко возрастает (по сравнению с контролем), причем представленность отдельных видов ягодных растений зависит как от типа вырубленного леса, так и от типа рубки. Однако смыкание полога древостоя в молодняках 20-40 лет существенным образом снижает урожай ягод (здесь он меньше, чем в хвойных лесах старших возрастов).

Особое внимание уделено изучению **динамики веточных кормов**. Установлено, что открытые вырубки можно охарактеризовать как неоднородные, очень динамичные, но в целом малопродуктивные по ресурсам и качеству зимних веточных кормов биотопы. При прогнозировании динамики ресурсов этого вида корма следует учитывать породный и возрастной состав сохранившегося подроста, способ рубки и перспективы последующего возобновления. Следует отметить особое положение периферических участков вырубок - границ последних с сомкнутыми насаждениями. Эти участки (экотоны) характеризуются максимальными значениями видового разнообразия кормовых растений и высокими показателями запаса и потребления лесом веточных кормов, уступающим только таковым в несомкнутых молодняках. Запас зимних веточных кормов в молодняках зависит от следующих факторов: а) доля сосны в подросте; количество корма (в весовом выражении) больше в молодняках, где выше процент соснового подроста (при прочих равных условиях); б) густота и сомкнутость крон молодняка; запас корма выше в несомкнутых молодняках (полнотой менее 0.8) средней густоты (3-10 тыс. экз./га); в) возраст молодняка; максимальные значения запаса веточных кормов отмечены в 10-15-летних молодняках.

Таким образом, в ходе исследований влияния лесозексплуатации на среду обитания таежных животных установлено:

1. Существует региональная (территориальная) специфика антропогенной трансформации ключевых показателей структуры местообитаний таежных животных, причем не только на уровне крупных сопредельных регионов двух стран, но и при сравнении территорий разных подзон тайги и разных лесорастительных районов. С одной стороны, это объясняет

имеющиеся разночтения в оценке таких последствий у исследователей, работавших в разных регионах, с другой, оправдывает предлагаемый здесь "многоуровневый" анализ проблемы.

2. Различия по подавляющему большинству ключевых показателей структуры местообитаний таежных животных зафиксированы: а) между единицами районирования всех четырех "уровней генерализации" территории (между регионами двух стран, между территориями подзон тайги, между лесорастительными районами, между типами ландшафта); б) в пределах контуров крупнейших ландшафтов - между заповедными и трансформированными рубками территориями; в) в пределах трансформированных рубками территорий - между экосистемами на разных стадиях вторичной сукцессии (открытые вырубки, молодняки разного возраста и состава, произвольные лиственные и смешанные леса).

3. Структура таежных ландшафтов сопредельных регионов двух стран (России и Финляндии) существенно и статистически достоверно различается. Различия проявляются не столько в показателях структуры "естественных" признаков структуры (состояние гидрографической сети, соотношение коренных формаций лесов), сколько в степени антропогенной трансформированности местообитаний, обусловленной различными историей, методами и интенсивностью природопользования двух стран.

4. В пределах территории Карелии довольно сильные различия в структуре и антропогенной трансформированности лесного покрова зафиксированы между лесорастительными районами и между ландшафтами. При этом в ходе антропогенной трансформации не только не происходит нивелировки различий между значениями структуры ландшафта (местообитаний животных), но в ряде случаев - даже их усиление.

5. В ходе сукцессии экосистем на вырубках происходят значительные и, что весьма важно, предсказуемые изменения абиотических факторов среды: глубины и плотности снегового покрова, температурного, светового и гидрологического режима местообитаний и т.п. При этом, ход динамических процессов существенно зависит от типа рельефа и положения экосистемы относительно его основных форм.

6. На протяжении всего периода наблюдений на модельных участках стационара (от 0 до 12 лет после рубки) непрерывно возрастали: разнообразие и запас веточных кормов, а также интенсивность использования лесом побегов сосны. Указанная выше схема динамики характерна в общих чертах и для других растительных кормов с той разницей, что "пик" обилия, например, травянистых кормов наступает обычно через 3-5 лет после рубки, впоследствии неуклонно снижаясь. Любое нарушение целостности древесного полога, особенно ведущее к появлению "окоп", благоприятно сказывается на трофических условиях млекопитающих - фитофагов, увеличивая разнообразие и обилие растений нижних ярусов фитоценоза. В климаксовых экосистемах это нарушение может происходить естественным путем, за счет отмирания крупных деревьев. Но в современных условиях наиболее обычны антропогенные нарушения - постепенные и выборочные рубки, строительство дорог, ЛЭП и т.п.

7. Динамика ресурсов растительных кормов после антропогенного воздействия зависит не только от способа, сезона рубки, очистки лесосек и т.п., но и от ландшафтных условий конкретной территории: типа вырубаемого лесного биогеоценоза, рельефа, почвенных условий и зависящего от последних характера вторичной сукцессии.

8. В пограничной полосе между трансформированными и незатронутыми рубками экосистемами зафиксировано увеличение запаса и разнообразия практически всех рассмотренных в данной главе видов растительных кормов. Поэтому увеличение мозаичности ландшафта за счет антропогенных нарушений обеспечивают благоприятные условия для многих видов млекопитающих - первичных консументов (мышшевидные грызуны, лось, заяц-беляк).

9. Увеличение обилия мышевидных грызунов приводит к росту численности хищников-миофагов, особенно кунных. С позиции сохранения фаунистических комплексов таежных лесов это - не однозначно позитивный процесс. Напротив, в регионах с сильно нарушенными лесами и повышенным обилием мышевидных грызунов рост численности мелких кунных приводит к усилению пресса хищников на популяции альтернативных жертв, например - лесных тетеревиных птиц в Скандинавии (Angelstam, et al. 1984; Hansson, Henttonen,

1989). Вполне очевидно, что в некоторых ландшафтах запада таежной зоны России этот в целом негативный процесс тоже имеет место.

Глава 4. Динамика разнообразия и структуры биоценологических группировок таежных млекопитающих и птиц в связи с антропогенной трансформацией таежных экосистем.

Наиболее крупная глава, состоящая из 4 частей, соответствующих поэтапному углублению в проблему и одновременно – в территорию: от изучения динамических процессов в ходе трансформации лесного покрова биомы тайги региона (4.1) к последствиям фрагментации массивов таежных лесов (4.2), далее – к последствиям формирования современного антропогенного ландшафта (4.3) и, наконец, к сукцессионным процессам в биоценологических группировках млекопитающих на вырубках (4.4).

При изучении влияния изменений структуры лесного покрова крупных территорий на видовое разнообразие охотничьих животных (гл.4.1.) установлено:

– максимальные значения индекса видового богатства обонх групп видов охотничьих животных зафиксированы в слабее трансформированных ландшафтах восточной части Финноскандии (Карелия, рис. 1); при этом средние значения ИВБ в Карелии существенно выше: в 1.2 раза для группы "всех" видов и в 1.4 раза для "лесных" видов;

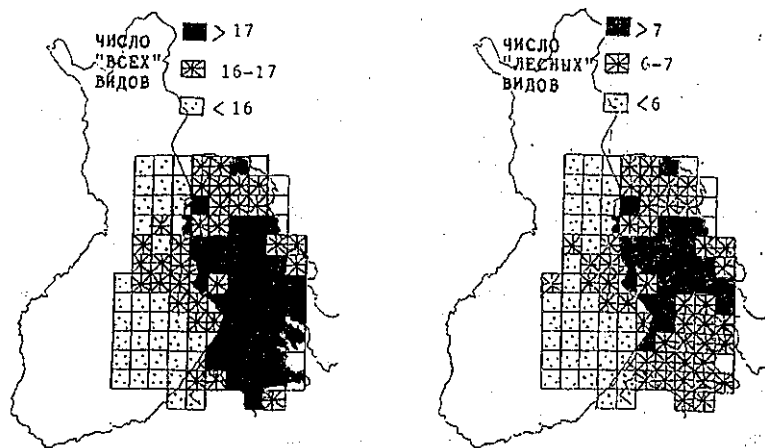


Рис.1. Динамика индексов видового богатства охотничьих животных на исследованной территории

– анализ территориальных изменений индекса несходства (рис.2) и кривых рангового распределения обилия видов (рис.3) демонстрирует наличие существенной разницы в видовом составе и соотношении видов между крупными регионами сопредельных стран и их составными частями, различающимися по степени и характеру хозяйственного освоения лесов (Восточная Финляндия - Российская Карелия, а также южная тайга Финляндии - северная тайга Карелии);

– две наиболее распространенные возрастные категории лесов: леса старше 100 лет и леса 41–100 лет демонстрируют наиболее сильную, но противоположную связь (корреляция с разным знаком) с территориальной изменчивостью видового разнообразия охотничьих животных; довольно четкие зависимости выявлены и для небольшой группы из 8 лесных видов; территориально более отчетливые корреляционные связи фиксируются в слабее трансфор-

мированных лесах Российской Карелии, которые характеризуются более высокими значениями ИВБ и большей его вариабельностью;

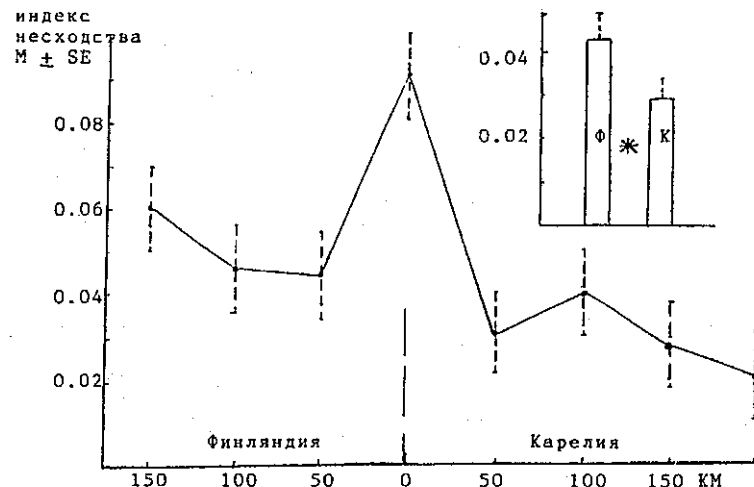


Рис.2. Изменение видового состава фаунистических комплексов охотничьих животных (индекса несходства) на границе (0 км) и при продвижении вглубь сопредельных регионов России и Финляндии. Справа сверху – средние значения индекса в сопредельных регионах России (Карелия, К) и Финляндии (Восточная Финляндия, Ф), различия статистически достоверны.

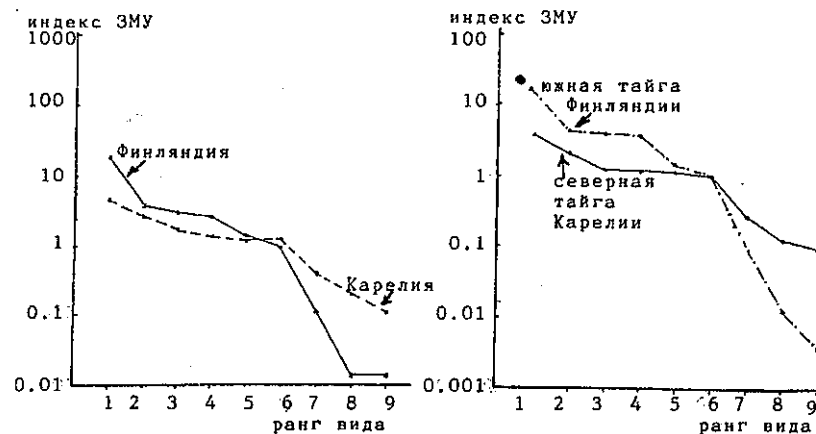


Рис.3. Диаграмма рангового распределения обилия (доминирования-разнообразия) 9 фоновых видов охотничьих млекопитающих в разных регионах Восточной Финноскандии. Вертикальная шкала приведена в логарифмическом исчислении.

– наиболее четким индикаторным признаком антропогенной трансформированности территории является распределение лесов 41–100 лет. Это подтверждается наличием позитивной связи между распределением лесов данной возрастной категории и антропогенных (нарушенных хозяйственной деятельностью) территорий в целом ($+0,85$; $p < 0,01$); распределение необлесившихся вырубок, которые занимают всего 2–3% территории региона, напротив – не может служить признаком интенсивной антропогенной освоенности территории. В настоящее время свежие вырубки появляются чаще как раз там, где представленность неиспользуемых человеком территорий выше (позитивная корреляция). Это косвенное свидетельство усиления освоения коренных лесов Восточной Финляндии в конце XX века.

– удалось выявить несколько «критических точек» сокращения представленности спелых хвойных лесов, переход через которые изменяет характер динамики индекса видового богатства охотничьих животных (рис. 4). Выделены условно оптимальная (1), переходная (2) и критическая (3) зоны с разным характером взаимосвязи возрастной структуры лесов и видового разнообразия животных. Например, сокращение представленности хвойных лесов старших возрастных категорий ниже 25% от общей площади сначала вызывает некоторое увеличение, а затем (ниже 10–15%) – прогрессирующее сокращение видового разнообразия охотничьих животных и, по-видимому, – последующую деградацию фаунистических комплексов. При этом характер изменений видового разнообразия охотничьих животных происходит в полном соответствии с «гипотезой промежуточного нарушения», сформулированной для небольших экосистем и других групп видов живых организмов совершенно иных географических зон (Connell, 1977 и др.). Фактически дана статистическая интерпретация явления «оюжения» фауны наземных позвоночных животных Южной Карелии, описанному много лет назад (Данилов, Зимин, 1978).

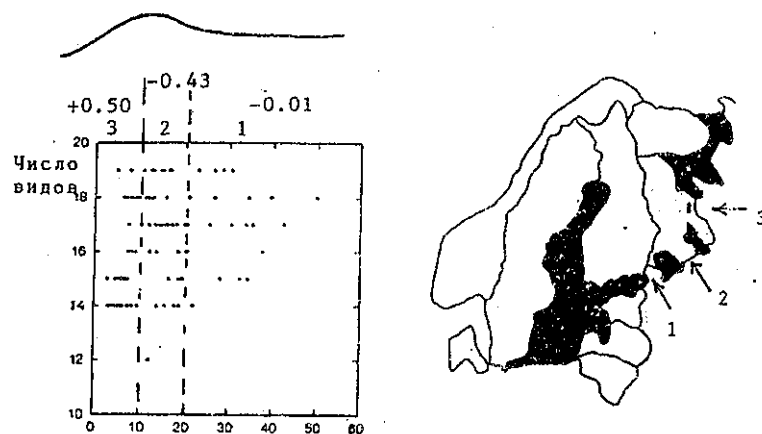


Рис. 4. Связь видового разнообразия охотничьих животных со степенью трансформированности таежных лесов (слева). Коэффициенты корреляции даются для трех зон: условно оптимальной (1), переходной (2) и критической (3); сверху – примерная форма кривой зависимости. Справа: расположение трех таежных «коридоров»; южно- (2); средне- (2) и северотаежного (3), объяснения в тексте.

В ходе исследований удалось подтвердить действие некоторых классических экологических правил законов («минимума», Liebig, 1840; «толерантности», Shelford, 1913), которые своеобразно проявились, но уже не на уровне отдельных биоценозов, а при анализе взаимосвязей территориальной изменчивости структуры биота таежных лесов Восточной

Финноскандии и видового разнообразия охотничьих животных. Например, статистически достоверная позитивная связь представленности хвойных лесов старших возрастных категорий с ИВБ охотничьих животных проявляется только там, где доля этих лесов составляет менее 10% (т.е. они находятся в минимуме). На остальных территориях связь незначительна.

В целом наиболее сильное влияние на территориальную изменчивость индекса видового богатства охотничьих животных оказывает комплексный показатель «ненарушенности» (wildlife area – представленность лесов старше 100 лет, неосушенных болот, редин и т.п. вместе взятых). Различия по этому показателю между Восточной Финляндией и Российской Карелией достигают 2-кратных величин, а корреляция с ИВБ – свыше $+0,41$ (в отдельных частях региона, там, где этот показатель «в минимуме», – до $+0,84$). Это указывает на явную значимость и нелепых показателей структуры ландшафта, в их числе – степени заболоченности, сельскохозяйственной, транспортной освоенности и застройки. Так, на территориях с максимальными значениями видового разнообразия животных представленность дорог и степень застройки самые низкие, а представленность сельхозугодий – в 10–20 раз ниже средних по региону значений. Это подтверждается и результатами пошагового регрессионного анализа зависимости индекса видового богатства охотничьих животных от группы из 17 разных показателей, характеризующих возрастную и породную структуру лесов, заболоченность, сельскохозяйственную освоенность и т.п. В качестве основных регрессоров окончательной модели остались: сосновые леса 40–100 и свыше 100 лет, заболоченность и сельскохозяйственная освоенность. Воздействием этих факторов объясняется 60% изменчивости видового разнообразия охотничьих животных региона. Не следует сбрасывать со счетов и факторы, по методическим причинам (мультиколлинеарность) не вошедшие в модель, но способные в отдельных частях существенно влиять (дороги, застройка).

Выявленные на уровне всего обследованного региона (более 300 тыс. км²) общие закономерности влияния структуры лесного покрова на видовое разнообразие охотничьих животных имеют отчетливую территориальную специфику. Так, разделение Восточной Финноскандии на отдельные участки со специфичной структурой лесного покрова и анализ проблемы в их пределах сопровождается соответствующими изменениями установленных закономерностей. Однако эта территориальная специфика не только достаточно хорошо объяснима, но и, в конечном счете, дополняет и своеобразным образом подтверждает уже установленные для всего региона закономерности.

Региональная специфика взаимосвязей между структурой лесного покрова и видовым разнообразием животных заключается не только в изменении, например, абсолютных значений коэффициентов корреляции, но и в смене знака зависимостей на противоположный. Это обусловлено в первую очередь не природными, а антропогенными причинами (например, различия в интенсивности и технологии лесопользования разных стран). Однако, и в этом случае четко выделяется природная составляющая изученных процессов: установленные закономерности становятся наиболее упорядоченными и достоверными в тех случаях, когда исследуемые административные регионы подразделяются на природные, разделенные естественными, а не политическими границами территории, и анализ идет уже в их пределах. При этом упорядоченность и предсказуемость причинно-следственных связей растет даже при значительном сокращении объема выборки. На основе этого выдвигается гипотеза, согласно которой последствия антропогенной трансформации лесного покрова крупных территорий для позвоночных животных должны наиболее отчетливо проявляться при исследованиях (расчетах) в пределах территорий, имеющих естественные границы, упорядоченное сочетание экосистем (биогеоценозов) и природную специфику растительного покрова. Это может быть участок биота тайги, таежной подзоны, лесорастительный район или более мелкие ПТК (например, ландшафт). Возможность интерпретации результатов и предсказуемость причинно-следственных связей в этом случае значительно выше, чем при анализе проблемы в пределах политических или административных территориальных образований, даже на фоне сокращения объема выборки. И, напротив, расчеты даже в крупных выборках в пределах административных районов, объединяющих несколько участков разных ПТК, ведет к ослаб-

лению возможности получения убедительных результатов. Эта гипотеза в целом подтверждается в ходе разработки данной главы на целом ряде примеров.

На основе наших данных и материалов по Скандинавии (Edman, 1999) подчеркивается, что при прогнозе последствий антропогенной трансформации ландшафта следует обязательно учитывать длительность и интенсивность освоения данной территории в историческом плане – до начала исследуемых воздействий («точка отсчета»). То же относится и к оценке состояния фаунистических комплексов (разнообразие, структура). В ходе интерпретации данных анализа последствий уже случившихся антропогенных воздействий должно отражаться не только наличие причинно-следственных связей, но и их отсутствие, что в некоторых случаях наблюдалось в наших исследованиях. В последнем случае ситуация ухудшалась от «плохой» до «очень плохой», но при этом не проявляла себя в силу низкой вариабельности показателей. Исторический анализ состояния ландшафта в «точке отсчета» позволяет избежать возможных ошибок при интерпретации результатов расчетов.

Поскольку сами по себе абсолютные (или средние) значения индексов видового разнообразия животных не всегда позволяют дать оценку современной направленности их изменений, то именно статистический анализ их территориальной динамики в связи с изменениями ключевых показателей структуры ландшафта в пределах изучаемого региона может дать ключ к объективным оценкам. Эти исследования должны дополняться мониторинговыми оценками состояния лесного покрова и фаунистических комплексов региона с интервалом 5–10 лет по предложенной нами в данной работе методике.

К признакам возможного ухудшения состояния фаунистических комплексов или даже их деградации относятся следующие:

а). Территориальная неоднородность: при относительно невысоких средних значениях видового разнообразия и низкой его вариабельности наблюдается неоднородность видового состава: высокий коэффициент несходства между соседними территориями в пределах региона.

б). «Несбалансированность» видового состава: большой разрыв между значениями обилия (индекс ЗМУ) для наиболее многочисленных и наименее многочисленных видов. Это проявляется в более резком наклоне кривых рангового распределения обилия.

в). Сокращение, как абсолютных значений корреляции, так и достоверности корреляционных связей ИВБ с большинством показателей структуры ландшафта, хотя с одним-двумя (ключевыми) показателями может сохраняться сильная связь.

Поскольку для большинства перечисленных признаков выявить эталонные значения проблематично, то их индикаторная роль легче всего реализуется при исследованиях в сравнительном плане (сравнение трендов динамики видового разнообразия между отдельными таежными регионами Европы с разной степенью антропогенных нарушений).

Интенсивный режим лесопользования (так называемая скандинавская технология), который подразумевает активное влияние человека на процесс формирования производных древостоев, приводит к ситуации, когда искусственный, нарушенный характер посят все этапы вторичной сукцессии лесных экосистем от вырубок и молодняков до спелых насаждений. Это в корне изменяет условия среды обитания таежных животных Финляндии и Швеции. Данная проблема еще практически не исследована. Однако уже на данном этапе наших исследований можно полагать, что качественное различие западных и российских технологий лесопользования и лесовосстановления приводит к разным последствиям для фаунистических комплексов наземных позвоночных животных. Это выражается, в частности, в различиях значений ИВБ охотничьих животных на территориях по обе стороны границы, которые не всегда объяснимы только различиями в объемах лесопользования. Поэтому мы рекомендуем территориально ограничить использование интенсивных скандинавских технологий, хотя бы частично выделяя крупные компактные массивы таежных лесов Северо-Запада России с высокой представленностью старших возрастных категорий (более 20%), где восстановление лесных экосистем могло бы происходить естественным путем, в соответствии с приобретающей популярность в Скандинавии концепции «естественных лесов» (Персон, 1999 и др.)

– Последнее положение одинаково важно как для России, так и для скандинавских стран. Его можно реализовать на самом северном из трех участков суши, названных нами «экологическими таежными коридорами», которые соединяют трансформированные таежные леса Скандинавии с основными массивами тайги Евразии (рис.4). Изучение этих коридоров показало, что фактически полноценно действует лишь один – «северо-таежный», шириной около 150км, расположенный между Белым морем и Онежским озером. Два других перекрыты или полностью (Карельский перешеек, 60км, закрыт Санкт-Петербургом), или частично (между Ладожским озером и Онежским озером, около 120км, часть – Олонекская равнина с массивами сельхозугодий). Это подчеркивает необходимость активизации мер, в т.ч. международного характера, по сохранению таежных экосистем центральной Карелии, прилежащих к «северному» коридору.

Изучение последствий фрагментации сосновых лесов (гл.4.2) показало:

– с сокращением размеров фрагментов (массивов) сосновых лесов сокращается количество видов мелких млекопитающих (рис. 5), и охотничьих животных (рис. 6) фиксируемых в среднем за год (сезон) учетов, причем наиболее резко (в 2 раза) при переходе от крупных (20–30 га) к небольшим массивам (6–7 га).

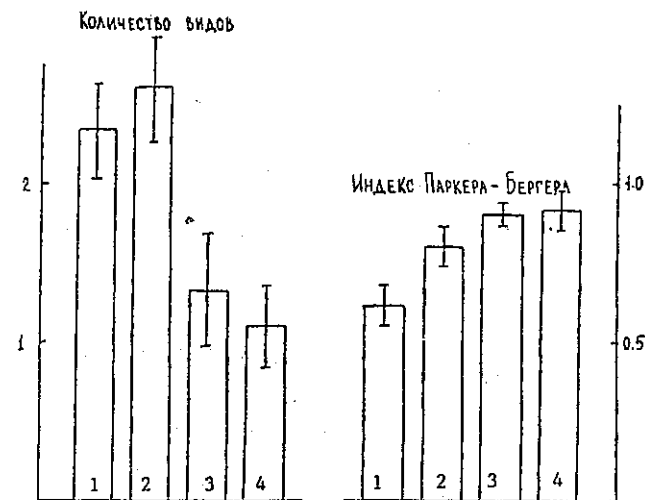


Рис.5. Значения показателей разнообразия и структуры биоценологических группировок мелких млекопитающих ($M \pm SE$) в сосняках различной степени фрагментации за 11 лет стационарных исследований.

Условные обозначения: 1 – сосняки заповедной территории; 2 – крупные массивы сосняков (20–30 га); 3 – небольшие массивы (6–7); 4 – мелкие массивы (1–2 га)

– фрагментация усиливает «несбалансированность» видовых группировок в пользу одного доминирующего вида (индекс Паркера-Бергера, рис. 5). Уже слабая степень фрагментации (массивы 20–30 га) приводит к усилению амплитуды колебаний численности мелких млекопитающих по годам. Сильная степень фрагментации (сокращение размеров массивов до 1–2 га) приводит к формированию довольно нестабильных упрощенных сообществ с 1–2 абсолютно доминирующими видами. Землеройки реагируют на фрагментацию сосновых ле-

сов сильнее, чем мышевидных грызунов (сокращение числа видов). Неожиданно зафиксирована устойчивость к фрагментации сосняков у некоторых типично таежных видов (лесной лемминг).

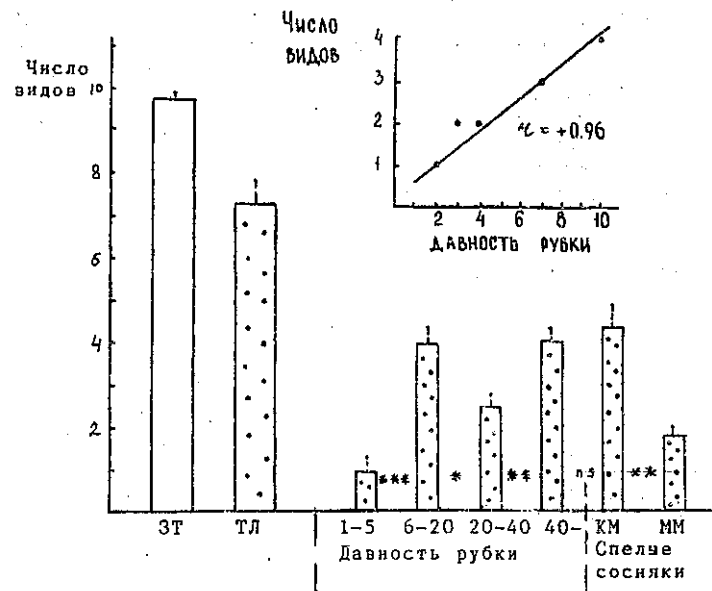


Рис. 6. Видовое разнообразие охотничьих животных (число видов, фиксируемых ежегодно в среднем за 6 лет) на заповедной территории (ЗТ) и в трансформированном рубками ландшафте (ТЛ). Справа внизу: изменение данного показателя на отдельных участках экспериментальной территории. Вверху: его динамика на крупной вырубке в течение первых 10 лет после рубки. Примечание: число видов $M \pm SE$. КМ – крупные массивы (более 20 га). ММ – мелкие массивы 6-7 га и менее

Изучение последствий формирования антропогенного ландшафта (мозаика выруб, молодняков, недорубов, гл. 4.3.) показало:

– численность экологически связанных с нижним ярусом растительности экосистем первичных консументов (полевки), а также мелких хищников – млекопитающих в трансформированном рубками ландшафте в среднем выше и стабильней, чем на заповедной территории. Для землероек соотношение обратное (рис. 7);

– ИВБ мышевидных грызунов в трансформированном рубками ландшафте достоверно выше, землероек – бурозубок – наоборот. ИВБ охотничьих животных несколько выше в незатронутых рубками лесных ландшафтах, но реакция отдельных видов специфична. Выделяется группа видов (горностай, заяц-беляк, лось, лисица), численность которых в антропогенном мозаичном ландшафте в среднем выше.

При анализе изменений численности, а также структуры и разнообразия биоценологических группировок млекопитающих в процессе вторичной сукцессии лесных экосистем после сплошной рубки (гл. 4.4) установлено:

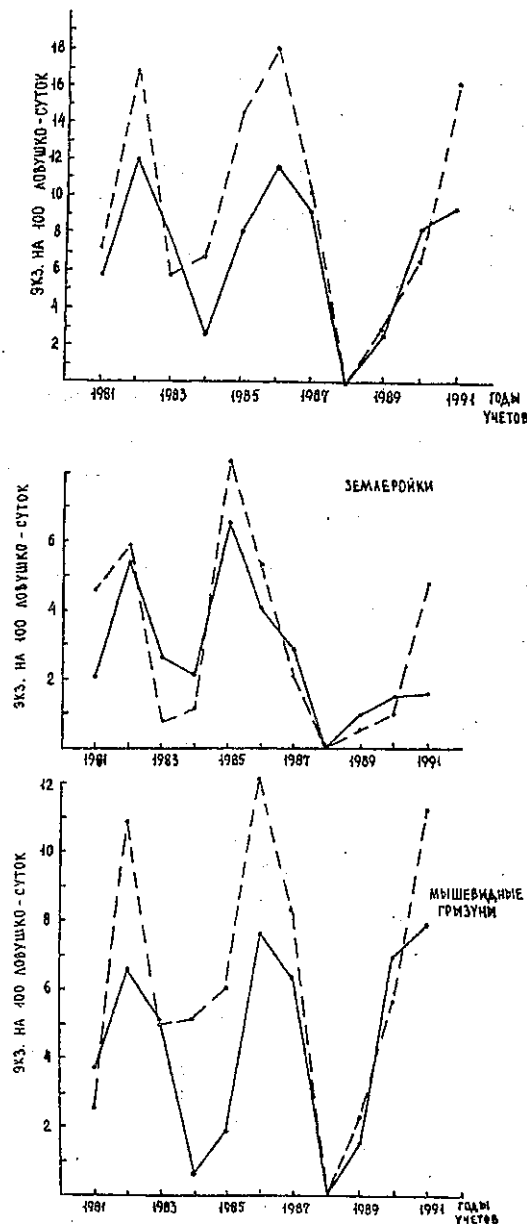


Рис. 7. Динамика общей численности мелких млекопитающих (вверху), в том числе землероек и мышевидных грызунов на заповедной территории

(сплошная линия) и в трансформированном рубками леса ландшафта (пунктир)

– после временного сокращения, суммарное число фиксируемых в ходе ЗМУ видов охотничьих животных последовательно растет в течение первых 10 лет после рубки леса (рис. 6). Максимальное их число отмечено в насаждениях старше 50-60 лет;

– после сплошной рубки сосновых лесов происходят значительные изменения в динамике численности и видовом разнообразии мелких млекопитающих в целом и их отдельных групп (землероек-бурозубок и мышевидных грызунов). Эти изменения особенно заметны в первые пять лет после рубки. На вырубках увеличивается общая численность мелких млекопитающих (прежде всего за счет мышевидных грызунов), меняется характер ее динамики (увеличение CV, рост амплитуды колебаний в смежные годы). Усиливаются «несбалансированность» видовых группировок землероек (рост индекса Паркера-Бергера). При некотором сокращении видового разнообразия землероек существенно и статистически достоверно возрастает видовое разнообразие мышевидных грызунов;

– процесс заселения свежих вырубок в первые годы после рубки зависит от нескольких факторов: степени очистки лесосек, наличия куч порубочных остатков, недорубов, а также близости стены леса. Немаловажную роль играет скорость восстановления лесной растительности, что связано с гидрологическим режимом, рельефом, плодородием почв. При глубоких нарушениях напочвенного покрова, огневой очистке лесосек и заболачивании на фоне бедных почв повторное заселение вырубок мелкими млекопитающими может значительно замедляться;

– основными источниками иммиграции мелких млекопитающих на вырубке являются крупные участки не вырубленных суходольных лесов и особенно – леса водоохранных полос. Мелкие (менее 1 га) недорубы имеют значение как объекты первичного заселения, но довольно редко – как источники иммиграции. Однако крупные (1-2 га) семенные куртины уже на ранних этапах заселения привлекают в качестве временных биотопов многих охотничьих животных (заяц-беляк, лось, медведь, рябчик, тетерев, глухарь и др.), а также могут обеспечивать сохранение поселений мелких лесных млекопитающих (рыжая полевка, лесной лемминг). Поэтому с точки зрения более быстрого восстановления популяции лесных видов животных важно сохранение при рубке не отдельных семенных деревьев, а крупных (более 1 га) куртин хвойных лесов. Подчеркивается, что тщательное соблюдение правила сохранения водоохранных полос – одно из условий снижения негативных последствий сплошных рубок для лесных животных;

– вырубки разных типов характеризуются специфичной структурой биоценологических группировок мелких млекопитающих, но крайней мере в период активного формирования типа вырубки (в первые 5 лет после рубки). Уже в первые 2-3 года после рубки (а точнее – еще задолго до рубки, за счет специфики типа вырубаемого леса) задается в значительной мере направление сукцессии не только фитоценозов, но и группировок позвоночных животных;

– установлено наличие **трех основных вариантов смены видов (сукцессии)** мелких млекопитающих на вырубках, в основном касающихся группировок мышевидных грызунов. Факт доминирования на вырубках того или иного из трех фоновых видов полевок (темная, полевка-экономка, рыжая полевка) зависит от комплекса факторов, связанных с естественной структурой ландшафта (тип леса, рельеф, естественная мозаичность и т.д.), и антропогенных (способ и степень очистки лесосек). Эти три основных варианта зафиксированы как в отдельных частях Карелии, так и в разных географических регионах. Первый вариант – **полная смена видов-доминантов полевок**, например рыжая полевка (спелые сосняки) на темную полевку или экономку (вырубки). В последующие 10-15 лет – постепенное восстановление позиций рыжей полевки. Доминирование того или иного представителя рода *Microtus* связано не только со спецификой экологических условий данной вырубки, но и с особенностями источников иммиграции (суходольные или пойменные леса, пойменные вывяхи или обрабатываемые поля и т.д.). Этот вариант наблюдается чаще при рубке высокопроизводительных сосняков средней и южной тайги Восточной Финляндии (сосняки черничные и

чернично-травяные, сосново-еловые леса), при формировании злаковых вырубок с мощным травянистым ярусом, в том числе на нашей экспериментальной территории. Довольно часто он встречается в Скандинавии (Финляндия, Швеция; Myllumäki, 1977; Henttonen et al, 1977; Larsson, 1977, et al), несколько реже – к востоку от Карелии (Коми, Турьева, 1956; Вятская обл., Ельшин и др., 1988 и др.). Этот вариант смены видов наиболее вероятен примерно на 18% территории Карелии. Второй вариант – **полное отсутствие смены видов**. Он возможен примерно на 30-35% территории региона (около половины обследованной территории) и наблюдается чаще в северной и средней тайге при рубке низкопроизводительных сухих и заболоченных сосняков, а также при рубке сосняков зеленомошных, если она сопровождается формированием кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Этот вариант зафиксирован и в ряде пунктов таежного Севера России. Третий вариант (промежуточный) характеризуется **сохранением основных доминантов, но изменением соотношения на вырубках второстепенных видов** (например, ростом представленности серых полевок). Характерен для рубки ельников и сосняков зеленомошной группы типов леса при формировании кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Встречен примерно на 10-12% обследованной нами территории Восточной Финляндии, но в действительности распространен довольно широко, особенно при рубке хвойных лесов таежной зоны Русской равнины.

Смены видов землероек в большинстве случаев не происходит (доминирует обыкновенная бурозубка), хотя соотношение видов на вырубках смещается в сторону увеличения представленности в уловах малой бурозубки. Но в отдельных довольно редких случаях фиксируется смена видов землероек-бурозубок: обыкновенная бурозубка (сосняк) – малая бурозубка (заболоченная вырубка); средняя бурозубка (сосняк брусничный) – малая бурозубка (вырубка вересковая).

В целом на сплошных вырубках происходит увеличение численности мелких млекопитающих, а также перераспределение соотношения видов в сторону увеличения представленности полевок рода *Microtus* и малой бурозубки. Вырубки очень динамичны по экологическим условиям, численности и структуре биоценологических группировок мелких млекопитающих, состав которых зависит от типа вырубаемого леса, конфигурации, площади и степени очистки лесосек, давности рубки, типа вырубки, источников иммиграции, мозаичности естественного и формирующегося антропогенного ландшафта.

Молодняки младших возрастных категорий (6-20 лет) характеризуются довольно высокими показателями численности и видового разнообразия млекопитающих. Наряду с сохраняющимися довольно высоким уровнем обилия видов, трофически связанными с травяно-кустарничковым ярусом растительности (мышевидные грызуны), здесь возрастает численность потребителей древесно-веточных кормов (лось, заяц-беляк), высока численность хищников-млекопитающих (горностаи), а также землероек-бурозубок. ИВБ охотничьих животных возрастает. Темп и характер изменений в структуре биоценологических группировок мелких млекопитающих молодняков в значительной мере определяется спецификой сукцессии биоценозов на предшествующих молоднякам вырубках разных типов.

В сомкнутых молодых древостоях более старшего возраста (21-40 лет, «жердняки») происходит существенное снижение обилия первичных консументов и хищников-млекопитающих, дальнейшее снижение представленности видов открытых стадий и увеличение встречаемости типично лесных видов (рыжая полевка, средняя бурозубка, белка, куница), численность которых все же здесь довольно низка.

Вторичные лиственные и особенно – **смешанные хвойно-лиственные леса** в стадии активной смены пород и с сложной горизонтальной и вертикальной структурой фитоценозов по числу видов млекопитающих наряду с молодняками занимают лидирующее среди экосистем сукцессионного ряда положение.

На основе изложенных выше данных постулируется гипотеза «промежуточного восстановления». Суть ее: максимальным видовым разнообразием позвоночных животных среди экосистем сукцессионного ряда будут обладать промежуточные, переходные между ради-

кально отличающимися по структуре фитоценозов экосистемами. Реально таких промежуточных вариантов обычно два – несомкнутые молодняки 6-15 лет (переходный этап между открытыми вырубками и сомкнутыми молодыми древостоями) и смешанный хвойно-лиственный лес (переход от плотносомкнутых молодняков к спелым и перестойным насаждениям). В этих переходных вариантах встречаются виды обоих «соседствующих» в сукцессионном ряду экосистем, что обеспечивает подъем общего количества видов. Присутствие этих промежуточных стадий в лесных ландшафтах обеспечивает и относительно высокий уровень видового разнообразия животных крупных территорий. Это явление подтверждается полученными нами данными, как для всех видов млекопитающих (рис.8), так и для отдельных групп (охотничьи виды, мелкие млекопитающие).

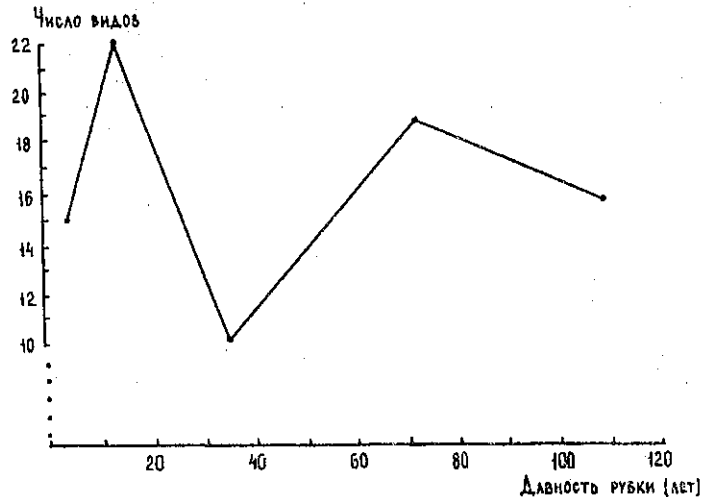


Рис.8. Изменение видового разнообразия млекопитающих (суммарное число видов, зарегистрированных всеми основными способами учета) в процессе восстановления лесной экосистемы после сплошной рубки леса

Предложенная гипотеза дает удовлетворительное объяснение явлению весьма низкого видового разнообразия охотничьих животных в западной части исследованного региона (Восточная Финляндия). Скандинавская технология лесопользования предусматривает сокращение возраста рубки (менее 100 лет) и активное вмешательство человека в процесс формирования вторичных древостоев (интенсивные рубки ухода). В результате спектр экосистем ландшафта обедняется не только за счет исчезновения спелых и перестойных лесов, но и вторичных смешанных лесов (на их месте – хвойные одновозрастные монокультуры). Более того, – и вторая богатая видами промежуточная стадия (смешанные молодняки на зарастающих вырубках) исчезает в связи с активными лесокультурными мероприятиями. Все это резко снижает уровень видового разнообразия животных, в нашем случае – млекопитающих).

Глава 5. Влияние антропогенной трансформации лесных ландшафтов на популяции фоновых видов млекопитающих и тетеревиных птиц Восточной Финноскандии.

Текст главы содержит очерки по 26 видам млекопитающих и тетеревиных птиц. Ставилась задача – не прибегая к подробному анализу состояния популяций и биологии отдельных видов, выявить те изменения, прежде всего в их численности и территориальном распределении, которые обусловлены антропогенным воздействием на таежные экосистемы региона.

В качестве объектов исследования приняты популяции фоновых видов охотничьих животных и мелких млекопитающих.

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) Один из наиболее многочисленных видов мелких млекопитающих. Демонстрирует в целом позитивную реакцию на рубку леса: обилие зверьков на вырубках и в молодняках в среднем в 1,8 и в 1,5 раза выше, чем в спелых хвойных лесах. Увеличение численности регистрируется как при отловах давилками, так и при учетах ловчими конусами. На вырубках отмечен более высокий, чем в сосняках, индекс доминирования вида, но численность испытывает здесь более резкие колебания по годам. Вырубки и молодняки являются благоприятными летними стациями обыкновенной бурозубки. Они характеризуются более быстрым (чем на контроле) ростом численности зверьков в первую половину лета, что связано со спецификой экологических условий. В период межсезонья, особенно в неустойчивые по погодным условиям годы, микроклиматические условия на вырубках хуже, чем в хвойных лесах.

Появление на вырубках древесно-кустарниковой растительности не сказывается отрицательно на численности вида. Однако в сомкнутых древостоях, через 30-40 лет после рубки, показатель учета зверьков наиболее низкий (при сравнительно высоком индексе доминирования). В древостоях более старшего возраста (свыше 50 лет) обилие зверьков вновь несколько возрастает. Оставление недорубов и семенных куртин существенно не влияет на размещение обыкновенной бурозубки. Однако, гетерогенность местообитаний, наличие опушек выгодно отражается на обилии зверьков даже в неблагоприятные по погодным условиям годы.

Средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxm.) Широко распространенный, но малочисленный вид. Один из немногих видов мелких млекопитающих, демонстрирующих вполне четкую отрицательную реакцию на изъятие материнского полога спелых хвойных древостоев и формирование открытых и полуоткрытых стадий (вырубки, молодняки). Через 15-20 лет частично восстанавливает численность и даже может доминировать в уловах в сомкнутых хвойных древостоях (30-40 лет). В целом, фрагментация хвойных лесов, глубокая и длительная трансформация лесных ландшафтов при лесозексплуатации снижают уровень численности вида в несколько раз.

Малая бурозубка (*Sorex minutus* L.) Распространенный, но немногочисленный вид. Демонстрирует несколько иную, чем средняя бурозубка, реакцию на сплошную рубку леса. Трансформация лесов в ходе лесозексплуатации в целом положительно сказывается на численности и распределении малой бурозубки. Она с относительно высокой численностью заселяет вырубки, молодняки и особенно – вторичные лиственные и смешанные древостой, "острова" хвойного леса и опушечные зоны. Благодаря этому, уровень численности малой бурозубки в трансформированном рубками ландшафте хотя и несколько ниже, чем в крупных массивах незатронутых рубками лесов, но стабильнее (меньше колебания численности по годам). Малая бурозубка активнее, чем другие виды землероек, заселяет заболоченные вырубки.

Равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turov) Включена в "Красную книгу Карелии" (1985). Ареал вида включает, по-видимому, всю Карелию, но всюду равнозубая бурозубка малочисленна или редка, причем встречается не повсеместно (приведена карта распространения вида. Относительно чаще равнозубая бурозубка встречается в ландшафтах с наличием крупных массивов спелых (особенно еловых) лесов. Так, в заповеднике "Кивач" она встречалась значительно более регулярно (данные А.П. Кутенкова), чем за этот же период в районе наших исследований в трансформированном рубками ландшафте (Гомсельгский стационар). На вырубках и в молодняках этот вид не зафиксирован. Таким образом, можно предполагать наличие четкой негативной реакции вида на рубку хвойных лесов.

Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimm) Очень редкий и малоизученный вид, занимает обычно последнее место в статистике уловов мелких млекопитающих. Включена в "Красную книгу Карелии" (1995). Антропогенная трансформация лесов, по-видимому, не сказывается отрицательно на численности и распространении этого вида, который чаще

отлавливается на границах биотопов, в том числе в наших учетах – в лиственных молодняках и "островах" спелых лесов на вырубках.

Таким образом, разные виды землероек-бурозубок демонстрируют различную реакцию на проведение сплошных рубок и формирование антропогенного ландшафта. Отдельные виды увеличивают численность, которая однако в трансформированном ландшафте менее стабильна (обыкновенная бурозубка). Другие – несколько снижают численность в антропогенном ландшафте, однако, здесь она напротив – более стабильна (малая бурозубка). Третьи демонстрируют в целом отрицательную реакцию, однако все же регулярно встречаются во вторичных хвойных молодых древостоях (средняя бурозубка). И, наконец, некоторые малочисленные виды демонстрируют или высокую "терпимость" (крошечная бурозубка), или явно негативную реакцию на рубку хвойных лесов (равнозубая бурозубка).

Крот (*Talpa europaea* L.). В Восточной Финноскандии имеет северную границу ареала, границы которого нуждаются в корректировке (приводится картосхема). Обитает здесь прежде всего возле населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий, обладающих относительно плодородными и дренированными почвами, богатыми беспозвоночными. В целом, в период первых 6-8 лет после сплошной рубки леса, численность крота резко сокращается. В последующие годы она возрастает, особенно в случае появления лиственных и смешанных насаждений на плодородных почвах и формирования мозаичного ландшафта. При формировании на вырубках чистых, например, сосновых молодняков на относительно бедных "сухих" и заболоченных почвах, такого роста численности не происходит.

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schr.). Относится к числу наиболее распространенных и многочисленных видов. Вместе с обыкновенной бурозубкой составляет основу уловов мелких млекопитающих. Приводятся данные по обилию вида и его многолетней и сезонной динамике в коренных и трансформированных рубками биотопах, как собственные, так и литературные (Керзина, 1952; Турьева, 1956; Попов, 1960; Окулова, 1986; Ивантер, 1975 и др.). В первые годы после концентрированной рубки леса происходит сокращение численности и индекса доминирования рыжей полевки, особенно заметное на злаковых вырубках. По мере увеличения давности рубки растет численность и доля этого вида в составе уловов. Лишь в "жердняках" (древостой с возрастом примерно от 20-25 до 35-40 лет) отмечен минимальный показатель обилия рыжей полевки при высоком индексе доминирования в уловах грызунов. Амплитуда колебаний численности вида по годам и в течение бесснежного периода в молодняках несколько выше, чем на "контроле" (сосняки). Сохранение при рубке семенных куртин, недорубов, успешное лесовосстановление, способствуют более быстрому заселению лесосек рыжей полевкой, особенно при формировании "незлаковых" типов вырубков и оставлении порубочных остатков.

Красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.). Среди видов - объектов нашего исследования красная полевка наиболее соответствует понятию «вид - индикатор крупных массивов хвойных лесов». Еще 30-40 лет назад красная полевка, хотя и с невысокой численностью, но регулярно встречалась в южной Карелии (Зимин, Ивантер, 1969) и Финляндии (Синвонен, 1979). Однако в последние 20 лет численность этого вида сильно сократилась: последний раз единичные особи отловлены в заповеднике «Кивач» в середине 70-х (А.П. Кутенков, устное сообщение), в районе д. Гомсельга в начале 80-х гг. Аналогичная тенденция сокращения ареала и численности вида в последние десятилетия отмечена в Финляндии (Henttonen, устное сообщение). Данные наших исследований заставляют исключить из современного сплошного ареала юг Финляндии и юго-запад Карелии, т.е. современную южную границу ареала проложить на 100-150 км севернее, чем ранее (дается картосхема). Таким образом, красная полевка – типично лесной «индикаторный» вид, отрицательно реагирующий на происходящую в последние десятилетия фрагментацию спелых хвойных лесов сокращением численности и ареала у его юго-западных границ.

Темная полевка (*Microtus agrestis* L.). Второй по численности вид мышевидных грызунов. В отдельных биотопах сукцессионного ряда (например, вырубки, особенно злаковых типов) составляет до 45 (учеты давилками) – 76% (учеты ловчими конусами). Значи-

тельно лучше, чем другие виды полевков, отлавливается в конусы. Фрагментация хвойных лесов и формирование антропогенного ландшафта в результате сплошных рубок леса в целом – позитивный для состояния популяции темной полевки процесс. Особенно позитивно сказывается формирование злаковых вырубков на хорошо очищенных лесосеках. Открытые злаковые вырубki наряду с селхозугодьями относятся к числу основных мест обитания вида в современных ландшафтах Восточной Финноскандии. Есть основания говорить о наличии конкурентных отношений на вырубках с рыжей полевкой и эконошкой (в случае высокой численности последних). Темная полевка проявляет себя как типичный вид открытых стадий и демонстрирует хорошую приспособленность к круглогодичному обитанию на злаковых вырубках. При благоприятных условиях (отсутствие конкурентов, мощный травяно-кустарничковый ярус) достигает очень высокой численности на вырубках (в отдельные годы – до 18 экз. на 100 ловушко-суток). В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности, происходит снижение численности и индекса доминирования темной полевки, достигающее минимума в сомкнутых древостоях 20-40 лет.

Полевка-эконошка (*Microtus oeconomus* Pall.). В составе уловов мышевидных грызунов в наших исследованиях занимает третье место. Подтверждает репутацию одного из самых стенобионтных видов в условиях таежного Севера России (Карасева, 1971; Ивантер, 1975 и др.). По нашим данным, характерная черта эконошки – отсутствие в сомкнутых хвойных древостоях, даже сильно фрагментированных, что отличает ее даже от темной полевки. Сплошные концентрированные рубки леса могут весьма позитивно сказаться на численности и распространении полевки-эконошки, особенно в тех случаях, когда свежие вырубki появляются поблизости от источников иммиграции (пойменные луга, ивняки). На таких участках численность экономок достигает весьма высокой численности (до 14 экз. на 100 ловушко-суток). При этом эконошки успешно выдерживают совместное обитание с другими видами полевков (рыжая, темная). Учитывая, что в этих условиях эконошки могут заселять вырубki довольно длительное время (по крайней мере 8-10 лет), то можно уверенно предполагать, что хозяйственное освоение лесов региона за последние полвека увеличило размеры территории, заселенные эконошкой, прежде всего за счет примыкающих к пойменным местобитаниям открытых и зарастающих вырубков. По крайней мере, на нашей экспериментальной территории площади, заселенные эконошкой, по нашим подсчетам, с 1970 по 1995 год возросли в 2-3 раза за счет крупных площадей вырубков и молодняков (с учетом их «ротации» – зарастания и появления новых).

Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.). Малочисленный вид, имеет ограниченное распространение. Лесная мышовка избегает заболоченных осоково-сфагновых вырубков, но хорошо заселяет увлажненные участки злаковых вырубков, а также вырубki на грядах (сельгах) с многочисленными видами скальных пород и хорошо прогреваемые. В пределах молодняков 16-20 лет она предпочитает неоднородные, смешанные молодняки. Гетерогенность биотопа, появление осветленных участков (например, в результате рубок ухода), кучи порубочных остатков благоприятно сказываются на численности. Таким образом, омоложение лесов в результате интенсивной их эксплуатации, формирование лиственных и смешанных молодняков на вырубках, способствует росту численности лесной мышовки, показатель учета которой в трансформированных лесозащитных биотопах выше, чем в спелых хвойных лесах.

Лесной лемминг (*Myopus shisticolor* Lillj.). Включен в «Красную книгу Карелии (1995) как «вид с неопределенным статусом» (категория 4). Действительно, распределение и биология вида изучены недостаточно. Хотя распространен довольно широко (дана картосхема), но везде малочислен и фиксируется даже при стационарных исследованиях несежского. Принято считать, что основные места обитания лесного лемминга – еловые леса (Новиков, 1941; Ивантер, 1986; Siivonen, Sulkava, 1984 и др.). По нашим наблюдениям не менее важными местами обитания являются сосняки с мощным моховым и кустарничковым покровом. На севере Карелии мы фиксировали высокую численность леммингов в ландшафтах с полным доминированием сосняков. В сильно трансформированном рубками ландшафте экспе-

риментальной территории (средняя тайга Карелии) лесные лемминги отлавливались регулярно в небольшом (2 га) массиве сосняка черничного и даже на периферии заболоченной вырубki. Таким образом, сохранение малочисленной, но стабильной популяции лесного лемминга возможно даже при глубокой антропогенной трансформации ландшафта в том случае, если при рубках сохраняются небольшие массивы оптимальных биотопов (хвойные леса с мощным моховым и кустарничковым ярусом). Интенсивные формы лесопользования («скандинавская технология»), сопровождающаяся лесосушением, омоложением лесов и формированием хвойных монокультур, по-видимому, являющиеся причиной сокращения ареала и численности лесного лемминга в Скандинавии.

Белка (*Sciurus vulgaris* L.). Имеются опубликованные данные о зависимости вида от наличия хвойных лесов (Ивантер, 1971; Макарова, 1998). По нашим данным, в пределах всего исследованного региона (Восточная Финляндия и Карелия, 107 квадратов) распределение белки (индекс ЗМУ) в значительной степени связано с распределением еловых лесов (коэффициент корреляции Спирмена +0.50, $p < 0.01$). Однако в отношении отдельных возрастных категорий не все так однозначно. Так, далеко не всегда (например, при расчетах на уровне всего региона) фиксируется связь с распределением лесов старших возрастных категорий. Таким образом, казалось бы очевидные и ранее уже доказанные закономерности распределения по территории белки оказываются не всегда верными, особенно в тех случаях, когда закономерности исследуются на уровне крупных регионов с весьма неоднородным по структуре лесным покровом. Но в пределах отдельных частей этих регионов взаимосвязи «нормализуются». Так, при анализе закономерностей территориального распределения популяции белки в пределах небольшого (40000 км², 16 квадратов 50х50 км) из, что очень важно – относительно однородного в отношении ландшафтной структуры (рельеф, заболоченность и т.п.) лесорастительного района зафиксирована статистически достоверная корреляционная связь индекса ЗМУ белки с распределением спелых еловых лесов (+0.54, $p < 0.05$). Эта связь была в данном случае наиболее значимой из всех проанализированных связей с 17 признаками, характеризующими структуру лесного покрова и ландшафта (породный и возрастной состав лесов, заболоченность и др.). «Оптимальные» с точки зрения численности белки территории (индекс ЗМУ в 2 раза выше средних для региона значений) характеризуются значительной представленностью именно еловых лесов старше 40 лет.

Максимальная численность белки в районе наших стационарных исследований отмечена в пойменных ельниках. В небольших по площади недорубах и семенных куртинах (0,5–1,0 га) белка практически не встречалась.

Таким образом, белка является одним из немногих видов, демонстрирующих вполне четкую отрицательную реакцию на концентрированную рубку леса, причем не только в первые 3-5 лет после рубки (как многие другие охотничьи животные), но и в последующие 20-30 лет, т.е. до начала интенсивного семеношения ели.

Заяц-беляк (*Lepus timidus* L.). Относительная численность зайца-беляка (средний многолетний индекс ЗМУ) в Восточной Финляндии в несколько раз выше, чем в Российской Карелии (рис.9). Максимальные показатели индекса ЗМУ зафиксированы на юго-западе исследованного региона – в «Озерной Финляндии» (Jarvi-Suomi). Приводится три варианта моделей территориального распределения беляка (использовано 9 независимых переменных, характеризующих возрастную структуру лесов и распределение по "категориям земель" - сельхозугодья, болота и т.п.):

1. Весь регион (n=107): $y = 4.0 + 0.21 \times A_1 + 3.17 \times A_2 - 2.17 \times A_3$, где A_1 – доля лесов 41–100 лет, A_2 – доля сельхозугодий, A_3 – степень застройки (% от общей площади); множественный $r = 0.78$; коэффициент детерминации 60%; $p < 0.001$.
2. Восточная Финляндия (n=47): $y = 6.64 + 3.14 \times B_1$, где B_1 – доля сельхозугодий; множественный $r = 0.66$; коэффициент детерминации 43%; $p < 0.001$.
3. Российская Карелия (n=60): $y = 0.17 \times B_1 + 0.19 \times B_2 + 0.12 \times B_3 - 1.54$, где B_1 – доля лесов 41–100 лет; B_2 – доля молодняков; B_3 – доля водоемов, множественный $r = 0.65$; коэффициент детерминации 42%; $p < 0.001$.

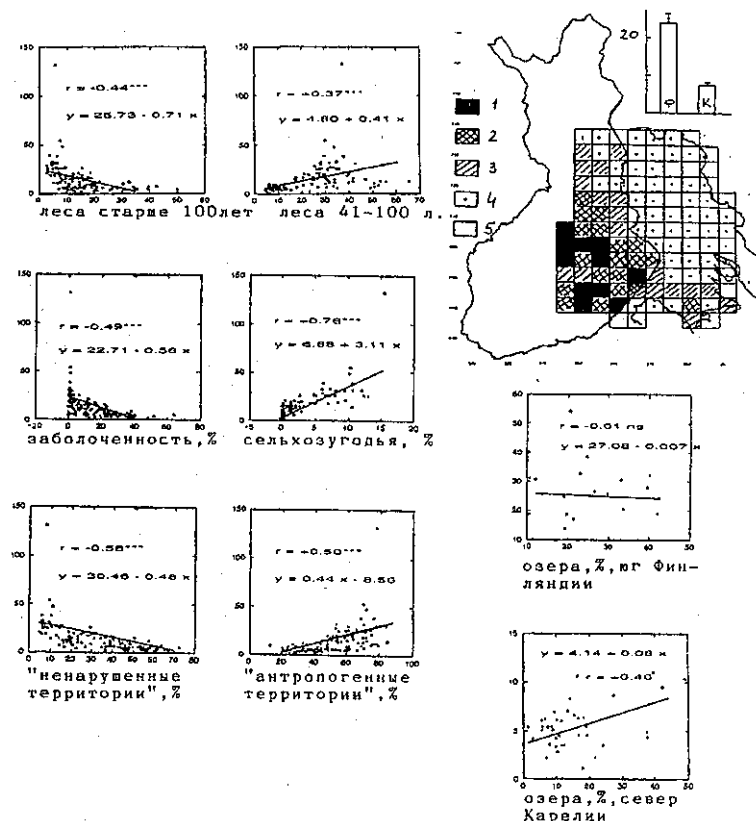


Рис.9. Территориальное распределение зайца-беляка в Восточной Фенноскандии (вверху справа) и зависимость этого распределения от структуры ландшафта. Условные обозначения: 1 – индекс ЗМУ выше среднего по всему региону в 2 и более раз, 2 – индекс ЗМУ составляет 1.2-1.9 от среднего, 3 – индекс близок к средним по региону (0.8-1.2), 4 – индекс составляет 0.1-0.7 от среднего, 5 – индекс менее 0,1 от средней, справа – пример региональной специфики влияния распределения водоемов

Подчеркнем, что совершенно определенная антропогенная "ориентированность" распределения зайца-беляка (рис. 9) установлена нами в условиях таежной зоны Восточной Финноскандии – на территориях, где представительство например сельскохозяйственных угодий редко превышала 10% (от общей площади). Вполне возможно, что в более западных или южных регионах (южная тайга, например) характер установленных зависимостей может измениться. Кроме того, установлено, что биотопическое размещение зайца-беляка существенно зависит от периода популяционного цикла. В годы высокой численности зверьки осваивают большее количество биотопов, а при ее снижении усиливается роль (стаций) переживания

ния», которые в условиях Карелии, например, представляют собой смешанные леса и сомкнутые молодняки (В. Белкин, 1981 и наши данные).

Таким образом, характер воздействия лесозексплуатации на численность и распределение зайца-беляка весьма неоднозначен, что подтверждает необходимость применения «многоуровневого» подхода к его оценке. Так, при рассмотрении проблемы на уровне отдельных биоценозов сукцессионного ряда можно констатировать факт некоторого сокращения численности беляка на вырубках и в молодняках. Но уже на уровне ПТК (ландшафтного контура, комплекса упорядоченно расположенных биоценозов и их опушечных зон, площадь 10–15 тыс. га) ситуация иная: при формировании антропогенного ландшафта фиксируется рост средних индексов ЗМУ и сокращение коэффициентов вариации численности по сравнению с крупными, незатронутыми рубками, массивами хвойных лесов. При этом на первый план выходят не только тип лесного биогеоценоза (тип вырубки), но и их размеры и характер взаимного расположения: беляк проявляет себя в антропогенном ландшафте как типично «опушечный» вид. Еще более разительные изменения в территориальном распределении популяции беляка фиксируются при рассмотрении крупных таежных регионов (частей биомы тайги) с разной трансформированностью лесного покрова. В этом случае мозаичные ландшафты более трансформированных регионов, с большей представленностью вторичных смешанных и лиственных лесов, характеризуются значительно большей (в 2–3 раза) численностью беляка, чем слабо трансформированные регионы. Чтобы прогнозировать последствия для беляка интенсивного хозяйственного освоения таежных лесов того или иного региона, следует изучить не только исходный породный и возрастной состав лесного покрова, но учесть специфику ряда показателей ландшафтной структуры территории (рельеф, перспективы лесовозобновления, конфигурация и размеры лесотипологических выделов, гидрография и т.п.). Подчеркнем, что эти выводы касаются именно таежных регионов Севера Европы.

Лось (Alces alces L.). О позитивном влиянии на численность лоса изменений структуры лесного покрова крупных территорий, омоложения лесов например, в Скандинавии и на Северо-Западе России упоминалось довольно часто. Эти материалы обобщены в ряде сводок по экологии лоса (Тимофеева, 1972; Филонов, 1983 и др.).

Во многих случаях исследователи только констатируют казалось бы очевидную связь между изменением структуры (омоложением) лесов и происходившим одновременно во второй половине XX века значительным ростом численности лоса. Подбор же корректных данных для статистических расчетов прямых взаимосвязей просто не всегда возможен, хотя результативные попытки таких расчетов для центра Европейской России имеют место (Юманов, 1987). Наши расчеты подтверждают, что более высокая численность лоса наблюдается в более освоенных человеком лесах Восточной Финноскандии. Об этом свидетельствуют и результаты построения моделей множественной регрессии:

Весь регион: $y = 5.0 - 0.07 \times X_1 - 0.06 \times X_2$, где X_1 – доля спелых лесов, X_2 – представленность открытых болот, %; $r_{\text{мн.}} = 0.53$; коэффициент детерминации 28%, $p < 0.001$.

Восточная Финляндия: $y = 9.1 - 0.29 \times X_1 - 0.30 \times X_3$, где X_1 – доля спелых лесов, X_3 – доля сельхозугодий; $r_{\text{мн.}} = 0.50$; коэффициент детерминации 25%, $p < 0.01$.

Российская Карелия: $y = 0.69 + 0.05 \times X_4 + 0.16 \times X_5$, где X_4 – доля вторичных средне-возрастных лесов; X_5 – доля вырубок; $r_{\text{мн.}} = 0.55$; коэффициент детерминации 30%, $p < 0.001$.

В этих уравнениях почти все результативные регрессоры – разные. При этом в относительно плотно населенной лесом Финляндии они несут негативный («ограничивающий») знак. Создается впечатление об условно говоря, «насыщенности» данной территории лесом, причем и типично «антропогенные» (доля сельхозугодий) и типично «таежные» факторы (представленность лесов старше 100 лет) несут одинаково отрицательный знак (ограничивающее численность влияние). В Российской Карелии, где численность лоса значительно ниже (есть «резерв» роста плотности) – оба регрессора несут позитивный знак, причем они совершенно иные, чем в Финляндии.

Таким образом, антропогенная трансформация лесных ландшафтов в целом позитивно сказывается на численности популяции лоса, причем на всех трех исследованных территории-

альных уровнях: в результате трансформации структуры лесного покрова крупных регионов биомы тайги, в ходе изменений структуры местообитаний (фрагментация хвойных лесов, изменение мозаичности) отдельных крупных ландшафтных контуров (ПТК), а также после трансформации отдельных лесных массивов с формированием на их месте биоценозов ранних сукцессионных стадий (вырубки, молодняки). При этом существенное влияние оказывают не только лесопользование, но и другие формы антропогенного воздействия (сельскохозяйственное освоение территории, мелиорация и хозяйственное освоение болот и т.п.). К числу факторов, позитивно влияющих на распределение лоса в пределах Восточной Финноскандии, относятся представительство вторичных лесов, вырубок, сельхозугодий, негативно – распределение открытых (неосушенных) болот, спелых и перестойных хвойных лесов и в целом – доля ненарушенных человеком территорий. При этом неучтенными факторами, способными существенно влиять на численность лоса, остаются пресс легальной и нелегальной охоты, влияние хищников и возможно – климата. Очень сильные и в целом предсказуемые изменения происходят в интенсивности использования лесом биотопов сукцессионного ряда: от вырубок к спелым хвойным лесам (учет дефекаций): зафиксирован последовательный рост показателя учета при увеличении давности рубки от 1 до 10 лет ($r = +0.98$) и очень сильная связь показателя учета дефекаций с объемом зимних веточных кормов ($+0.99$). Указанные изменения сильно меняют интенсивность потребления кормов и усиливают влияние лоса на сукцессионные процессы в фитоценозе.

Горностай (Mustela erminea L.). Фактически единственный вид из изученных видов охотничьих животных, показатель учета ЗМУ которого на вырубках максимален.

Влияние фрагментации и антропогенной трансформации крупных лесных массивов (уровень контуров ПТК, примерно 10–12 тыс. га) так же позитивно отражается на состоянии популяции горностая: средний показатель ЗМУ в мозаике вырубок, молодняков и вторичных лесов экспериментальной территории в 5–7 раз выше и несколько стабильнее, чем в крупных массивах заповедных хвойных лесов. Очевидно, этим объясняется, что в пределах биомы тайги Восточной Финноскандии «лучшие» территории (квадраты с индексом ЗМУ в 2 и более раз превышающим средние по региону значения) характеризуются высокой представленностью вырубок (в 2 раза больше, чем в среднем по региону). Множественный пошаговый регрессионный анализ позволил построить три модели достоверных зависимостей, которые, однако, определяют только незначительную часть изменчивости индекса ЗМУ горностая; соответственно 13% (весь регион), 24% (Восточная Финляндия) и 26% (Карелия). Наиболее убедительная модель (коэфф. детерминации 55%) рассчитана для подзоны северной тайги Карелии ($n = 36$). Основными позитивными предикторами этой модели служит вновь доля вырубок, а также озер и застроенных земель.

Анализ данных по другим регионам России показывает сходную реакцию горностая на рубку леса – рост численности в трансформированных биотопах (Стаховский, 1932; Романов, 1956; Лебле, 1959; Козлов, 1979; Данилов, Туманов, 1976; Плешак, 1980 и др.). По нашим данным наиболее активно горностай использует территории с мозаичным ландшафтом, наличием недорубов, семенных куртин, куч порубочных остатков, с небольшими выделами лесосек и молодняков. Тропление жировочных ходов показало, что крупные концентрированные, но однородные по растительности и рельефу вырубки, горностай использует менее охотно. Крупные вырубки активнее используются при наличии недорубов, пересеченного рельефа, участков ветровала и т.п.

Таким образом, горностай положительно реагирует на рубку леса, особенно если она приводит к возрастанию численности мышевидных грызунов на вырубленных участках леса и к усложнению пространственной гетерогенности (мозаичности) ландшафта. В результате антропогенной трансформации лесного покрова, сопровождающейся формированием мозаичного ландшафта, изобилующего рубками, численность горностая существенно возрастает. Однако, зависимость численности (индекса ЗМУ) горностая от антропогенной трансформированности местообитаний носит достаточно сложный характер. Особенно благоприятно сказывается формирование крупных по площади, неоднородных по структуре рельефа

и размером вырубок злаковых типов с естественным возобновлением (средняя тайга Карелии). В этих условиях численность горностая выше в несколько раз и стабильнее по сравнению с массивами незатронутых рубками хвойных лесов. Однако и очень сильно трансформированные хозяйственной деятельностью территории (южная тайга Финляндии) характеризуется низкой численностью горностая, равно как и относительно слабо затронутые хозяйственной деятельностью заболоченные ландшафты Прибеломорья. При этом наиболее высокие средние показатели ЗМУ горностая фиксируются на территориях с повышененной представленностью вырубок и примерно равным соотношением "нарушенных" и "ненарушенных" человеком территорий, т.е. — на территориях с промежуточной степенью трансформированности ландшафтов.

Лесная куница (*Martes Martes L.*). Территориальное распределение популяции куницы в пределах всего региона значительно равномернее, чем всех других видов охотничьих животных (рис.10). Различия средних значений индекса ЗМУ за 5 лет между Восточной Финляндией и Российской очень невелики и статистически недостоверны. При этом, распределение куницы в рамках всего региона характеризуется довольно слабыми корреляционными связями со структурой ландшафта и лесного покрова.

Разные авторы неоднозначно оценивают реакцию лесной куницы на сплошную рубку леса, хотя большинство их характеризует эту реакцию как отрицательную (Лебле, 1959; Граков, 1965; Данилов и др. 1974.; Калинин, 1978; Плешак и др., 1980 и др.). Привлекает внимание одна деталь: в тех случаях, когда авторы констатируют увеличение после рубки леса численности лесной куницы, они обычно указывают на депрессию численности белки в этот период, что вынуждает куниц в поисках мышевидных грызунов активнее использовать вырубки и молодняки. По нашим наблюдениям, такая закономерность отмечается и в Карелии. В районах с преобладанием сосновых лесов и сравнительно низкой численностью белки (наши данные за 1981-85 гг.) куница активнее посещала молодняки, где численность полевых мышей выше, чем на контроле. В этот же период, при более высоком урожае белки в ландшафте с преобладанием еловых лесов куница с большей плотностью заселяла ельники — основные беличьи уголья. В сомкнутых древостоях старше 30-40 лет, как коренных, так и вторичных, наблюдается позитивная связь численности куницы с численностью белки в биотопе (коэффициент корреляции $+0.860 \pm 0.36$, $r = 0.904$). При поверхностном подходе можно было бы констатировать совершенно противоположные выводы о последствиях лесозексплуатации для куницы (хотя упомянутые территории находятся всего в 60 км друг от друга).

Таким образом, последствия лесозексплуатации для лесной куницы можно расценивать двояким образом. На уровне крупных регионов реакцию на рубку леса нельзя назвать негативной. Наоборот, появление вырубок (обычно составляющих не более 2-3% территории), а также вторичных насаждений способствует некоторому росту численности куницы. Благоприятный эффект оказывает сохранение высокой лесистости, массивов еловых лесов, формирование высокой мозаичности и разнообразия местообитаний. Последнее, по-видимому, лучше обеспечивает куницу альтернативными объектами питания (белка, полевки, тетеревиные птицы). На "локальном" уровне (рубка в отдельных лесных биоценозах) реакцию можно назвать отрицательной: куница избегает открытых свежих вырубок. Однако и в этом случае лесная куница проявляет себя как экологически пластичный вид, изменяя характер биотопического размещения в зависимости от различных условий. При этом, характер реакции лесной куницы на сплошную рубку леса определяется сочетанием ряда факторов: типом вырубаемого леса и направлением вторичной сукцессии растительности, площадью и количеством оставляемых при рубке недорубов или семенных куртин, уровнем численности белки и мышевидных грызунов в коренных лесах, на вырубках и в молодняках. Определенное значение имеют способ и степень очистки лесосек, рельеф местности. Пример с лесной куницей доказывает необходимость многоуровневого подхода (разная степень генерализации территории) к оценке последствий лесозексплуатации для дендрофильного, но экологически пластичного вида. Только в этом случае можно выявить неоднозначность этих последствий и определить оптимальную для вида структуру ландшафтов.

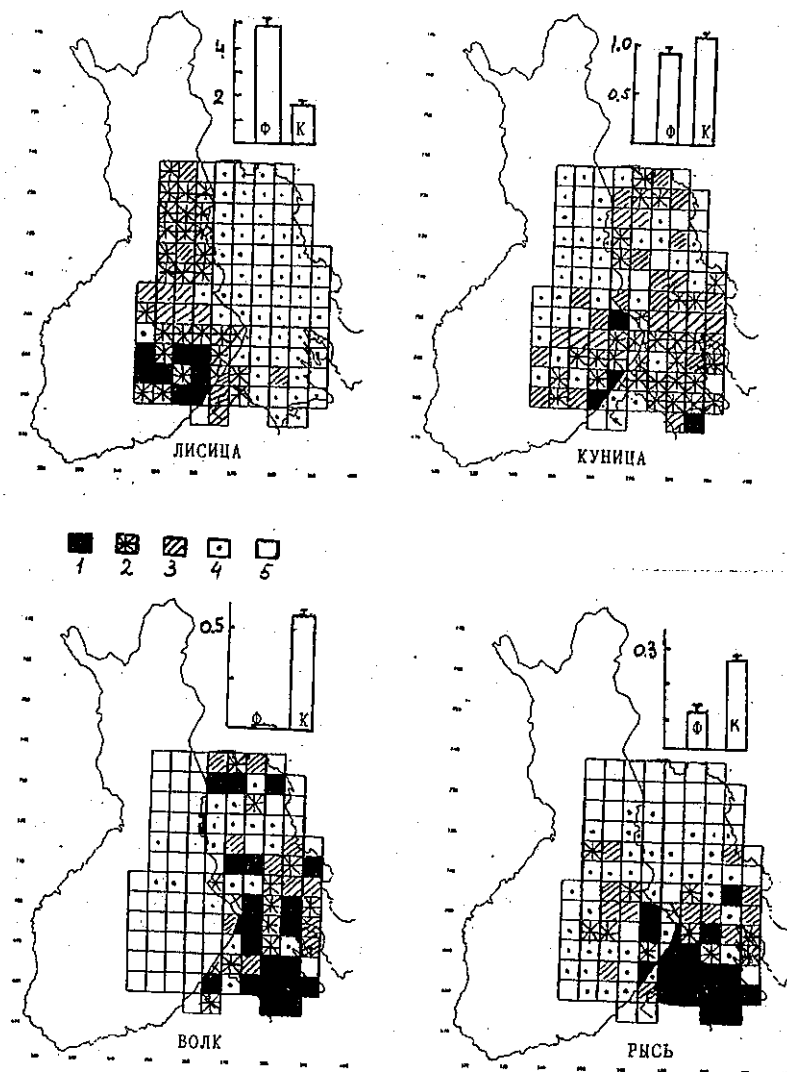


Рис. 10. Территориальное распределение фоновых видов хищных млекопитающих в Восточной Фенноскандии. Различия средних значений индекса ЗМУ между Восточной Финляндией (Ф) и Российской Карелией (К) статистически достоверны для всех видов, кроме куницы. Условные обозначения как на рис.9. Столбчатые диаграммы — средний индекс ЗМУ ($M \pm SE$)

Лисица (*Vulpes vulpes* L.). В отличие от куницы территориальное распределение популяции лисицы в Восточной Финноскандии весьма неравномерно (рис.10). Средний индекс ЗМУ в Восточной Финляндии почти в 3 раза выше, чем в Карелии. Районы с максимальными значениями индекса территориально совпадают с регионом южной тайги: Финляндии, где ландшафты наиболее сильно трансформированы хозяйственной деятельностью. Однако нет оснований говорить о позитивном влиянии лесозаготовки (связь с распределением вырубок и молодняков однозначно отрицательна). Исходя из данных корреляционного анализа, наибольший эффект оказывает комплексная трансформация ландшафта за счет сельскохозяйственного и транспортного освоения территории, а также формирования селитебных ландшафтов. Таким образом, есть все основания говорить о серьезном увеличении численности лисицы в тех таежных регионах, где ландшафты сильно трансформированы хозяйственной деятельностью человека, прежде всего за счет их сельскохозяйственного и транспортного освоения и формирования селитебных территорий. Изобилующие полянками вырубки и молодняки активно используются лисицей в бесснежный период, а при возможности передвижения (лесовозные дороги) – и зимой.

Волк (*Canis lupus* L.). Численность волка (индекс ЗМУ) в Карелии во много раз выше, чем в Финляндии (рис. 10). Ландшафты с наиболее высокой численностью волка характеризуются высокой лесистостью (75% против 63 в среднем), но низкой представленностью спелых хвойных лесов и особенно болот (соответственно в 1.5 и в 2.5 раза ниже средних по всему региону значений). В то же время сельскохозяйственная и транспортная освоенность, а также степень застройки этих ландшафтов в 2 раза повышает средние по региону значения. Степень антропогенной трансформированности этих ландшафтов в целом в 1.4 раза выше. По данным корреляционного анализа территориальное распределение популяции волка позитивно связано с представленностью средневозрастных лесов, молодняков, дорог и в целом – антропогенных территорий, негативно – с распределением открытых болот. Таким образом, статистически подтверждаются наблюдения П.И. Данилова (1976) о значимости для волка развития транспортной сети в период хозяйственного освоения региона. Все вышеизложенное указывает на позитивный, в основном опосредованный эффект лесопользования, за счет формирования изобилующих основными объектами питания волка мозаичных ландшафтов с высокой представленностью молодняков и вторичных лесов и с относительно хорошо развитой транспортной сетью.

Рысь (*Felis lynx* L.). Распределение популяции рыси по территории Восточной Финноскандии весьма неравномерно (рис.10). Средний индекс ЗМУ в Российской Карелии более чем в 2 раза выше, чем в Восточной Финляндии. "Прямое" действие вырубки хвойных лесных массивов на рысь однозначно негативно: на крупных вырубках присутствие рыси сильно сокращается. Через 40-60 лет после рубки численность восстанавливается. Трансформация возрастной и породной структуры лесного покрова в ходе лесопользования, идущая без сокращения лесистости и приводящая к формированию мозаики из хвойных (словых) и вторичных смешанных и лиственных лесов с вкраплениями вырубок и молодняков, существенно увеличивает численность беляка и благоприятно сказывается на уровне численности рыси (опосредованный эффект). Так, в Российской Карелии показатель обилия рыси (индекс ЗМУ) связан с распределением беляка (коэффициент корреляции Спирмена +0.60). В данном случае также демонстрируется необходимость использования при исследованиях многоуровневого подхода (с разной степенью генерализации территории), позволяющего дать более объективную оценку последствий лесозаготовки.

Бурый медведь (*Ursus arctos* L.). Для проведения статистических расчетов (аналогично другим видам) данных недостаточно. Однако многочисленные наблюдения, проведенные за 20 лет (встречи с животными, регистрация следов и т.п.) позволяют утверждать, что лесозаготовка не сказывается отрицательно на численности медведя, особенно в тех случаях, когда она приводит к формированию мозаичного ландшафта с наличием массивов хвойных лесов. Примерно такого же мнения придерживаются исследователи, занимающиеся изучением экологии медведя в Восточной Финноскандии (Данилов и др., 1979; Данилов,

1994; Nyholm, Nyholm, 1996 и др.). По нашим наблюдениям, медведи часто посещают открытые вырубки и молодняки, но используют их чаще как кормовые станции, а на лежку уходят в ближайший недоруб или семенную куртину. В бесснежный период медведи часто используют старые лесовозные дороги для передвижения по молоднякам. Тропление показало, что ход животного через вырубки по такой дороге может достигать 2-3 км и прерывается он обычно в районе островков невырубленного леса (недорубы, водоохранные полосы и т.п.). На заброшенных лесных дорогах следы медведя встречались весьма регулярно.

Росомаха (*Gulo gulo* L.). Территориальное распределение росомахи в Восточной Финноскандии весьма неравномерно. Трансформация возрастной и породной структуры лесного покрова в ходе лесозаготовки однозначно негативно отражается на распределении вида. Росомаха – единственный вид охотничьих животных, наиболее четко демонстрирующий отрицательную связь со всеми показателями, характеризующими антропогенную трансформацию местообитаний (рубки леса, сельскохозяйственное освоение, транспортная сеть, застройка). В то же время индекс ЗМУ росомахи четко позитивно связан с распределением спелых хвойных (особенно сосновых) лесов и болот. Имеющиеся материалы позволяют считать, что сокращение численности росомахи в последние 20-30 лет связано в том числе и с последствиями антропогенной трансформации таежных ландшафтов региона. При этом мы допускаем, что влияние лесозаготовки может быть опосредованным – через трансформацию местообитаний, развитие дорожной сети и численность лесного северного оленя.

Глухарь (*Tetrao urogallus* L.). Территориальное распределение глухаря в Восточной Финноскандии весьма неравномерно (рис.11). Показатель встречаемости птиц (особей на 10 км маршрута) в Российской Карелии примерно в 2 раза выше, чем в Восточной Финляндии. Максимальные значения этого показателя фиксируются в южной половине и на северо-западе Карелии. Корреляционные связи распределения глухаря со структурой ландшафта и лесного покрова оказались неожиданно невысокими как в пределах всего региона, так и особенно – в Финляндии. Особое недоумение поначалу вызвал факт полного отсутствия статистических связей распределения глухаря (таежного стенобионтного вида!) с представленностью спелых и перестойных хвойных лесов и даже лесистостью. В среде исследователей признано, что глухарь является территориально «консервативным» видом, который довольно чувствителен к локальным изменениям структуры местообитаний (Яблоков, 1987; Rohlfstad, Wegge, 1989; Angelstam, Swensson, 1993; Kurki, Linden, 1993 и др.). Именно по отношению к глухарю довольно часто используются такие термины, как "локальная динамика структуры местообитаний", "региональная" и "локальная" специфика популяционной динамики и размещения (Кузякин, 1973; Борщевский, 1989, 1992; Kurki et al., 1997 и др.). В центральной Европе закономерности распределения глухаря в связи с трансформацией ландшафта меняются при рассмотрении проблемы на разных масштабных уровнях (Storch, 1993). По нашим данным, (пошаговый дискриминантный анализ) именно по численности глухаря наиболее четко и достоверно подразделяются практически все выделенные в Карелии типы ландшафтов. Поэтому можно полагать, что наиболее четкие зависимости должны проявиться при анализе данных с меньшей степенью генерализации территории, на "локальном" уровне. И действительно, анализ данных на уровне лесорастительных (ландшафтных) районов позволил проявиться ожидаемым связям с высокой степенью достоверности, а именно – связи распределения глухаря с лесистостью территории и распределением спелых и перестойных хвойных лесов (табл.2). И это несмотря на существенное сокращение площади анализируемых территорий и соответственно, на сильное увеличение требований к статистической достоверности коэффициентов.

Более того, сходные результаты выявлены при построении регрессионных моделей, в которых помимо индекса встречаемости глухаря (зависимая переменная) задействовано 11 независимых переменных, в т.ч. с подразделением старшей возрастной категории лесов на три категории по породам (сосняки, ельники, лиственные леса). Если при расчетах с высокой степенью генерализации территории (весь регион) модели хотя и достоверны, но обладают невысокой результативностью, то при сокращении размеров региона и "укладке" исследуе-

мого района из административных границ в естественные границы (подзона тайги, ПТК) результативность и предсказуемость моделей существенно растет (табл. 3). Модели с максимальными коэффициентами детерминации зафиксированы в двух из 4 крупнейших лесорастительных районов, а также при анализе в пределах еще более мелких территориальных образований – в 8 типах ландшафта (коэффициенты детерминации до 89 %).

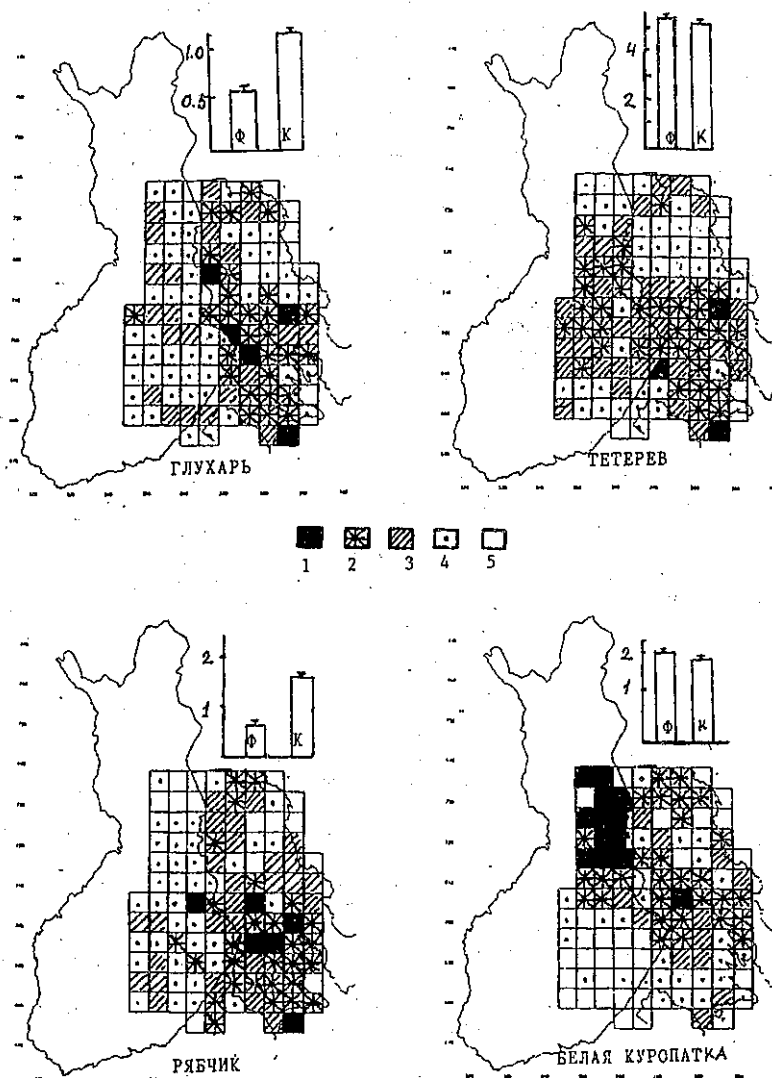


Рис.11. Территориальное распределение тетеревиных птиц в Восточной Фенноскандии. Условные обозначения – как на рис.9.

По нашему мнению, даже концентрированные рубки хвойных лесов в Карелии советского периода (70-80-е гг.) не наносили столь серьезного ущерба популяции глухаря, как длительная и интенсивная комплексная трансформация лесов в Финляндии с применением скандинавской технологии лесопользования. В первом случае ("экстенсивное лесопользование") даже при концентрированных рубках сохранялись водоохранные леса и редкостойные заболоченные сосняки, оставались семенные куртины сосны (до 0,5-1 га), недорубы, рубки ухода проводились редко и в малых объемах, большая часть дорог приходила в негодность. Все это смягчало негативный эффект. Во втором случае проводится не только последовательная, спланированная вырубка хвойных древостоев. Она сопровождается интенсивной мелиорацией и последующей рубкой заболоченных сосняков, интенсивными и частыми рубками ухода с поддержанием густой сети лесовозных дорог ("фактор беспокойства"), интенсивной охотой на всей площади угодий. Все это в сочетании с высокой численностью хищников-многофагов, способных влиять на успешность размножения (гипотеза "альтернативных жертв" – Henttonen, 1989) по-видимому, привело популяцию глухаря к критическому состоянию. Это проявляется не только в показателях численности, но и в неадекватном поведении ("hullut metsot – сумасшедшие глухари").

Таблица 2

Региональная специфика статистических взаимосвязей индекса обилия глухаря (особей на 10 км маршрута ЗМУ) с некоторыми ключевыми показателями структуры ландшафта

Показатели	Наименование региона			
	Весь регион	Карелия в целом	Северная тайга Карелии	Лесорастительный район № 4*
Площадь региона, км ²	265000	≈ 153000	90000	40000
Объем выборки	107	61	36	16
Коэффициент корреляции**:				
1. С лесистостью территории	0,07	0,02	0,29	<u>0,51</u>
2. С представленностью лесов старше 100 лет	0,07	0,06	<u>0,32</u>	<u>0,58</u>

Примечания: *лесорастительный район № 4 представляет собой холмисто-грядовые среднезаболоченные ландшафты северо-западной Карелии с преобладанием сосновых лесов.

**Коэффициент корреляции Спирмена (достоверные подчеркнуты):

Таблица 3

Региональная специфика результативных (достоверных) множественных регрессионных моделей зависимости индекса встречаемости глухаря от структуры лесного покрова и ландшафта (11 переменных)

Регион	n	Множественный коэффициент корреляции	Коэффициент детерминации (5)
1. Весь регион	107	0,50	25
2. Восточная Финляндия	46	0,67	46
3. Южная тайга Финляндии	20	0,86	74
4. Лесорастительный район № 4	16	0,90	81

В связи с изложенными выше данными, а также учитывая многочисленные свидетельства "консервативности" глухаря к местным биотопическим условиям и довольно сложной структурной организации популяции (Борщевский, 1992; Kurki et al., 1997 и др.), можно заключить, что последствия лесозексплуатации в разных ландшафтных условиях (породный и возрастной состав лесов, рельеф, заболоченность, мозаичность) могут несколько различаться. Во всяком случае, наиболее четкие и предсказуемые изменения фиксируются при анализе проблемы в рамках даже относительно небольших, но однородных по структуре местообитаний.

таний территорий (лесорастительный район, контур ПТК). Последние характеризуются упорядоченным расположением экосистем, их определенным спектром и естественными границами. Тем не менее, есть ряд общих признаков «критического» состояния таежных ландшафтов, дальнейшая трансформация которых приводит к негативным для глухаря последствиям. Это сокращение доли спелых и перестойных хвойных лесов ниже 10% от общей площади, массовое осушение заболоченных лесов и болот (заболоченность менее 12-15%), значительная представленность антропогенных территорий (сельхозугодья, дороги, застройка, вырубки и молодняки) – свыше 50% от общей площади.

Тетерев (*Lyrurus tetrix* L.). Территориальное распределение популяции тетерева в пределах исследованного региона значительно равномернее, чем глухаря (рис.11). Средние значения показателя учета в Восточной Финляндии и Российской Карелии очень близки. По отношению к большинству из использованных в расчете корреляции показателей территориальное распределение тетерева выглядит индифферентным, за исключением молодняков, а в Карелии – еще и вырубок. Это позволяет утверждать, что трансформация местообитаний, причем именно в процессе лесозаготовки, а не других форм антропогенного воздействия (из числа исследованных), которая приводит к росту площадей молодняков, благоприятно сказывается на состоянии численности популяции тетерева. Это подтверждается и в ходе анализа структуры ландшафтов на территориях с наибольшей численностью тетерева. Они характеризуются одновременно высокой представленностью вырубок и вторичных древостоев (соответственно в 1,3 и 1,2 раза выше средних по региону значений), но низкой степенью застройки (в 1,3 раза ниже средних) и слабой транспортной (в 2 раза) освоенностью ландшафтов. Эти территории характеризуются также слабой представленностью здесь спелых и перестойных хвойных лесов (в 1,8 раза ниже средних). Как и в случае с глухарем, наиболее четкие и достоверные зависимости показателя учета тетерева от структуры лесного покрова получены при множественном регрессионном анализе данных авиаучета и авиатаксации местообитаний в 8 наиболее крупных типах ландшафта Карелии (более 20 независимых переменных). Все модели статистически достоверны, средний коэффициент детерминации 50 (от 30 до 91). Примечательно, что почти во всех результативных моделях в качестве основных позитивных предикторов присутствуют вырубки, молодняки (разных пород), средневозрастные хвойные или лиственные леса.

Таким образом, на локальном уровне (контур ПТК с упорядоченным взаимным расположением биоценозов, в естественных границах) влияние структуры ландшафта на распределение тетерева весьма значительно, что нельзя сказать о распределении в пределах всего региона. Учитывая ряд признаков (низкие коэффициенты корреляции Спирмена и коэффициенты детерминации регрессионных моделей, относительно неширокий спектр достоверных корреляций и негативно влияющих факторов) можно с уверенностью предполагать, что на территориальное распределение тетерева в Восточной Финляндии структура и антропогенная трансформация лесного покрова влияют слабее, чем многих других видов охотничьих животных (заяц-беляк, лисица, росомаха, глухарь). Относительно большую роль здесь играют, по-видимому, факторы "прямого действия": флуктуация погодных условий сезона размножения, инвазии (Анненков, 1995), в Финляндии – фактор беспокойства и пресс охоты: здесь в начале 90-х годов отстреливалось до 250 000 птиц (Linden, 1997). В Финляндии возможно сильное влияние мелких хищников (гипотеза «альтернативных жертв»).

Рябчик (*Tetrastes bonasia* L.). Территориальное распределение рябчика в Восточной Финляндии неравномерно (рис.11). Показатель учета рябчика в Российской Карелии примерно в 2 раза выше, чем в Восточной Финляндии. В связи с наличием довольно большого числа достоверных и относительно высоких (по сравнению с тетеревом) корреляций, есть основания утверждать, что такое неравномерное распределение в значительной мере обусловлено территориальной неоднородностью лесного покрова и ландшафтов региона. Результаты корреляционного анализа распределения рябчика позволяют нам согласиться с выводом В.Г. Анненкова (1995), что «антропогенные изменения мест обитания сказываются на рябчике в Карелии в меньшей степени, чем на других тетеревиных». Несмотря на толерант-

ность к антропогенной трансформации лесного покрова рябчик – типично лесной вид: позитивные достоверные связи зафиксированы не только с молодняками, но в еще большей степени, с лесистостью и распределением средневозрастных лесов. Четко фиксируется предпочтением рябчиком еловых и особенно вторичных смешанных и лиственных лесов.

Следует отметить особенность, касающуюся причин, ограничивающих численность рябчика в сопредельных регионах России и Финляндии: по-видимому, иерархия значимости этих причин разная. В Финляндии основными причинами считают антропогенную трансформацию местообитаний, особенно ключевых для рябчика (пойменные ивняки и ольшаники, другие высокобонитетные смешанные и лиственные насаждения, Helle, 1997). Их сокращение – следствие интенсивных методов природопользования, (в т.ч. – скандинавской технологии лесопользования, ориентированной на выращивание продуктивных хвойных монокультур). Они привели к сокращению численности рябчика и, очевидно, остаются одним из главных ограничивающих факторов. В Карелии антропогенную трансформацию местообитаний не относят к числу основных факторов, к ним относят скорее флуктуации погодных условий сезона размножения, хищничество, гельминты (Анненков, 1997). И наши данные позволяют говорить, по крайней мере, о разной значимости антропогенных факторов для рябчика в Финляндии и Карелии.

Таким образом, антропогенная трансформация лесного покрова в ходе лесопользования – процесс, сказывающийся на состоянии численности и распределении популяции рябчика скорее позитивно, чем негативно. При этом ключевым моментом, определяющим возможные последствия является не только масштабы, но и качественный аспект лесопользования. Так, даже значительные по объему рубки в российских лесах советского периода, приводившие, в ходе естественного возобновления к смене пород и формированию мозаики из вторичных лиственных и смешанных лесов, молодняков, вырубок и недорубов (экстенсивная технология) обладали позитивным эффектом. Скандинавская технология лесопользования, с тотальным перманентным управлением сукцессией фитоценозов, окультуриванием лесных ландшафтов с изъятием из экосистем ряда ценных для рябчика пород, развитой транспортной сетью т.п., очевидно весьма эффективна в лесохозяйственном отношении, но негативно сказывается на состоянии популяций тетеревиных птиц, в том числе рябчика.

Белая куропатка (*Lagopus lagopus* L.). Распределение в пределах исследованного региона весьма неравномерно (рис.11). Территориальное распределение популяции белой куропатки четко демонстрирует, во-первых, достоверные связи с довольно широким спектром показателей, характеризующих структуру лесного покрова и ландшафта (9-13 достоверных корреляций из 15 возможных для каждого из трех вариантов корреляционного анализа, причем коэффициенты относительно высоки – до 0,85-0,90); во-вторых – весьма сходный характер этих связей с таковыми для другого северотаежного вида – росомахи. Судя по характеру распределения и данным корреляционного анализа, белая куропатка с более высокой численностью заселяет территории со значительной представленностью спелых и перестойных заболоченных сосновых лесов и малочисленна в сильно трансформированных человеком ландшафтах юго-запада исследованного региона. Наиболее сильные корреляционные связи с территориальной динамикой структуры ландшафта, особенно с распределением т.н. «антропогенных» территорий (сельхозугодья, дороги, застроенные земли и т.п.) фиксируются именно там, где трансформированность территории хозяйственной деятельностью человека максимальна и, по-видимому, переходит в разряд факторов, лимитирующих численность и распределение белой куропатки (Восточная Финляндия). Именно для Финляндии получена наиболее «работающая» модель множественного регрессионного анализа (коэффициент детерминации 80%, $p < 0.001$):

$Y = 1,95 + 0,09 \times X_1 + 0,09 \times X_2 - 0,045 \times X_3 - 0,09 \times X_4 - 0,04 \times X_5$, где Y – показатель учета белой куропатки, X_1 – представленность спелых и перестойных хвойных лесов (%), X_2 – заболоченность (%), X_3 – представленность дорог (%), X_4 – представленность сельскохозяйственных угодий (%), X_5 – представленность внутренних водоемов (%).

Таким образом, антропогенная трансформация лесного покрова в ходе лесозексплуатации в целом негативно влияет на распределение численности белой куропатки в Восточной Финноскандии. Помимо сокращения представленности спелых и перестойных лесов, в условиях интенсивных технологий лесопользования этот процесс сопровождается интенсивной мелiorацией заболоченных лесов. Эти факторы, а также модернизация и интенсификация сельского хозяйства, расширение транспортной сети и площадей застроенных земель относятся к числу факторов сокращения численности и ареала белой куропатки на южных и юго-западных границах Восточной Финноскандии.

В завершение видовых обзоров охотничьих животных часть материалов объединена и представлена на рис. 12, приводящем шкалы, названные нами шкалами «ландшафтных предпочтений», по аналогии к видовым предпочтениям к отдельным абиотическим факторам (Одум, 1968 и др.). Взяты только два ландшафтных показателя, которые, как нам представляется, весьма важны в жизни таежных животных. Преферendum определялся по признаку численности (показателя учета ЗМУ) вида, которая в рамках шкалы преферндума или близка к средним значениям, или выше их. Явное сокращение показателя учета – обрыв шкалы. Установлено наличие довольно широкого спектра толерантности видов к антропогенному воздействию. При этом виды с высокой требовательностью к представленности спелых и перестойных хвойных лесов (минимальные значения этого показателя для росомахи, глухаря, белой куропатки – 12, 10 и 10% соответственно) обладают, как правило, и более узкой валентностью по отношению к представленности «антропогенных» местообитаний (соответственно не более 45, 69 и 60%). И, наоборот, условно индифферентные к сокращению доли лесов старших возрастных групп виды (заяц-беляк, лось, лисица) оказываются весьма толерантными к антропогенной трансформации ландшафтов (верхний предел – до 85, 80 и 80% соответственно). Следует отметить, что «антропогенные местообитания» – собирательный показатель, включающий не только трансформированные рубками местообитания, но и другие измененные местообитания (категории земель), например, сельхозугодья, застроенные земли и др. Поэтому в действительности картина распределения видов будет еще сложнее. Левая часть рисунка дает отличную, по нашему мнению, расшифровку проявления т.н. «гипотезы промежуточного нарушения», обсуждавшегося ранее (глава 4): если провести горизонтальные проекции упомянутых шкал, то максимальное число видов (число шкал) будет зафиксировано в умеренно трансформированных ландшафтах с представленностью спелых и перестойных хвойных лесов в пределах 10–20% и антропогенной трансформированностью ландшафта в пределах 40–60%.

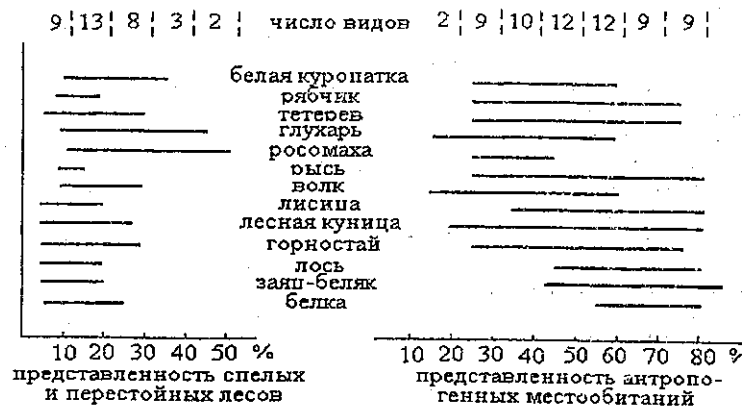


Рис. 12. Шкалы «ландшафтных предпочтений» для 13 фоновых видов охотничьих животных. Объяснения в тексте.

Глава 6. Динамика трофических связей млекопитающих-фитофагов в трансформированных рубками экосистемах.

Весьма актуальным остается изучение теоретических аспектов проблемы, например, процесса воздействия млекопитающих на формирование растительных сообществ в ходе вторичной сукцессии экосистем, а также взаимодействия растений и животных в ходе этого процесса, в частности формирование механизмов резистентности растений к повреждениям. Хотя такие работы и присутствуют (Абатуров, 1990; Булахов, 1987; Холодова и др., 1990; Смирнов, 1994; Naiman, 1988; Danell et al., 1990 и др.) но их недостает для полного освещения проблемы, особенно на территориях таежного Севера России.

На территории Республики нами выявлено использование в корм лесом 16 видов древесно-кустарниковых пород (сюда входят также некоторые интродуценты). Однако к наиболее массовым кормам относятся побеги сосны, березы, осины, ивы, рябины. Именно эти древесные породы создают основу зимней кормовой базы лоса, в том числе на участках вырубок как с естественным, так и с искусственным возобновлением. Мы исследовали, насколько меняется состав и объем кормовых ресурсов, а также численность лоса в условиях антропогенной трансформации лесов, т.е. того «фона», на котором происходит трофические взаимодействия между лесом и древесно-кустарниковыми видами растений. Установлено, что в результате антропогенной трансформации основных лесов происходят значительные изменения породного состава и запасов веточного корма. Эти изменения влияют на распределение и численность лоса, концентрация которого растет в молодняках через 6–10 лет после рубки. Наблюдается тесная зависимость концентрации лосей (учет дефекаций) от ресурсов зимних веточных кормов ($r = 0.95$) и их качественного состава (индекса разнообразия, $r = 0.82$). Еще более сильная зависимость зафиксирована от произведения показателей разнообразия и запаса ($r = 0.98$, $p < 0.001$). В трансформированных хозяйственной деятельностью экосистемах поврежденность лесом основных древесно-кустарниковых пород усиливается, особенно сильно возрастает повреждаемость сосны. При этом концентрация лосей в молодняках и усиление интенсивности повреждений влияет на исход конкурентных отношений между отдельными видами древесных растений. Наблюдается постоянство выбора лосями (избирательность) побегов определенных древесных пород: сильнее всего повреждается осина, ива и рябина, далее идут сосна, береза. Ель в условиях Карелии лосями практически не повреждается. Молодняки сосны наиболее привлекательны для лоса в возрасте от 8 до 16 лет (при высоте 1–3 м), но наиболее уязвимы в 6–8 лет, когда преимущественно уничтожаются верхушечные побеги. Отмечена обратная зависимость между содержанием в составе молодняка рябины и повреждаемостью лесом подроста сосны (отвлекающий эффект).

Даже в условиях сравнительно невысокой плотности населения лоса таежной зоны Европейского Севера России выделены территории с особенной структурой природно-территориальных комплексов (ландшафтов), определяющей высокую вероятность влияния лоса на формирование вторичных фитоценозов. Они занимают менее 10% территории юга Карелии. Выделены также территории (ПТК) с повышенным «риском» серьезного влияния лоса на сукцессионные процессы в фитоценозах на вырубках – в случае значительного роста его численности (около 44% территории средней тайги Карелии). Приводится подробный анализ (с приведением таблиц и диаграмм), как меняется интенсивность воздействия лоса на древесные породы в зависимости от возраста молодняков, их породного состава, физиологического состояния и др.

Анализируется влияние на сукцессионные процессы во вторичных фитоценозах зайца-беляка. Подчеркивается, что наиболее сильное влияние беляк оказывает на возобновление лиственных видов древесных растений в зоне кормового поля (от 0.5 до 1.0–1.4 м), а также на можжевельник – поблизости от молодняков. Хронологически усиление воздействия фиксируется в периоды «пииков» численности, территориально – в опушечных зонах, небольших сохранившихся фрагментах и под пологом границах с молодняками древостоев. В двух последних случаях влияние беляка на соотношение сохранившихся видов растений может

возрастать. Отмечается, что влияние беляка на сукцессионные процессы в фитоценозах в российской части Фенноскандии изучено пока слабее, чем в Финляндии и Швеции.

Приводится полный перечень данных о случаях массовых повреждений мышевидными грызунами древесных растений на вырубках, в молодняках и культурах российской части Фенноскандии. Анализируются причины их нерегулярности. По нашему мнению, сочетание относительно высокой численности зверьков в предзимний период, неустойчивых погодных условий зимы, низких снегозапасов приводит к трудностям в добывании корма и стимулирует переход полевков к питанию в массовых масштабах побегам и корой древесно-кустарниковых пород и усилению их воздействия на сукцессионные процессы в фитоценозах.

Таким образом, в результате антропогенной трансформации лесов происходят значительные изменения запасов и качественного состава доступных млекопитающим-фитофагам кормовых ресурсов, которые влияют на распределение животных на территории и, соответственно, на интенсивность повреждения древесных пород. Изменения затрагивают не только запас и состав кормовых ресурсов, но и численность животных и даже состав их зимнего рациона. Многолетний мониторинг влияния млекопитающих-фитофагов на возобновление растительности на вырубках (20 лет с момента рубки) позволили установить, что начало интенсивного воздействия их начинается довольно рано – уже на проростки и особи высотой 0,2–0,5 м, причем особенно интенсивное – на злаковых вырубках с высокой численностью полевков. В активной форме это воздействие продолжается до периода смыкания крон молодняка (1,5–3,0 м, заяц-беляк, лось). Это воздействие в значительной мере определяет представленность не столько основных, сколько второстепенных лесообразующих пород во вторичных фитоценозах (осина, рябина, ива), но в крайних случаях (высокая численность млекопитающих-фитофагов – сильные повреждения) – даже определять тип вторичного лесного фитоценоза (березняк вместо осинника, ельник вместо смешанного сосново-елового насаждения).

Закключение.

Детальный анализ значительного числа публикаций по теме данной работы позволил сделать вывод, что поставленная в работе проблема не потеряла актуальности: несмотря на действительно большое количество работ, имеется немного исследований, которые были бы основаны на конкретных данных, экспериментальных территориях или рубках и тем более – на специальных статистических расчетах конкретных массивов данных. К наименее исследованным относился вопрос о воздействии лесозексплуатации на видовое разнообразие позвоночных животных, особенно таежных млекопитающих.

Принципиально важно отметить, что несмотря на отсутствие деклараций о появлении новой науки (например «mammals landscape ecology»: Bowers, Matter, 1997 и др.), в России давно развивалось и продолжает существовать свое, уникальное направление ландшафтной экологии животных. Оно имеет глубокие корни, традиции, противоречивую и богатую историю. Особенности финансирования российской науки 60–80-х гг. позволило далеко продвигать дорогостоящие исследования этого направления, осуществить которые даже сейчас не под силу европейским институтам.

Важный аспект проблемы – методический. Особенности западного и российского направлений ландшафтной экологии отнюдь не препятствуют возможности их объединения с целью более полного изучения проблемы. При этом специфика методов западного направления с широким спектром стандартных статистических приемов позволяет использовать его при анализе общих закономерностей последствий многолетней трансформации лесного покрова биомов североамериканской тайги. Специфика российского направления дает возможность исследовать проблему на уровне ПТК («территориально сопряженных комплексов экосистем»), где проявились свои закономерности изучаемых процессов, обусловленные в том числе спецификой их структуры и динамики (взаимное расположение, размеры, конфигурация и качественные характеристики составляющих эти комплексы экосистем). Поэтому в методической части исследований мы предложили использовать как комплекс традицион-

ных методов исследований позвоночных животных (причем этот комплекс «упакован» в систему, соответствующую специфике ландшафтных исследований), так и ряд специальных исследований и приемов, присущих только ландшафтной экологии. При этом имеется в виду, что территориальная (ландшафтная) специфика исследуемых закономерностей имеет место, она значительна и без ее изучения нельзя избежать разногласий в выводах исследователей данной проблемы из разных районов таежной Евразии, которые пока имеют место.

Другой методический аспект проблемы – целесообразность ее исследования в условиях разной степени генерализации территории. Каждый масштабный уровень (степень генерализации территории) должен иметь свой комплекс методов, в том числе – из спектра методов ландшафтной экологии. Кажущееся большое количество методов, приемов и вариантов их сочетания не должно пугать исследователя. Ведь предлагаются, как правило, не новые методы, а модификации уже существующих и новые системы их применения. Это мнимое усложнение на начальном этапе оборачивается позже, по нашему мнению, более детальным и разносторонним изучением проблемы. В данной работе сделан шаг в сторону обоснования и апробирования такого подхода, который представляется необходимым при исследовании последствий воздействия на животных таких мощных антропогенных факторов, как лесозексплуатация.

В процессе исследований своеобразно проявилось функционирование ряда общэкологических правил, законов и гипотез, которые обычно присутствуют во всех крупных экологических сводках и учебниках. Это своеобразие заключается в том, что данные законы и правила, которые сформулированы применительно к организмам и группам организмов одного вида (правило «минимума», закон толерантности) или к биоценозам (гипотеза «промежуточного нарушения»), в наших исследованиях четко проявляются уже при оценках зависимости в пределах крупных территорий, сравнимых с территориями биомов. Так, степень зависимости видового разнообразия фаунистических комплексов от того или иного показателя, характеризующего структуру лесного покрова биомов или ландшафтную структуру (распределение по категориям земель) в значительной степени обусловлена «нормой представленности» этого фактора (показателя) в отдельных частях региона. Сильнее и значимее всего эта зависимость проявляется в тех случаях, когда этот показатель находится в «недостатке» или «избытке». То же самое относится к зависимости территориального распределения популяций отдельных видов крупных млекопитающих и тетеревиных птиц в пределах биомов тайги Фенноскандии, причем в качестве воздействующего фактора функционируют не свет, температура и даже не биотические факторы в пределах биоценоза, а показатели, характеризующие, например, структуру растительности биомов. Примерно то же самое относится к гипотезе «промежуточного нарушения». Здесь в качестве зависимой переменной функционирует индекс видового разнообразия уже не биоценоза, а биомов, причем на примере отдельных частей биомов восстанавливается типичный ход этих изменений вплоть до формирования стандартной «классической» кривой зависимости. Важный прикладной аспект этого наблюдения – возможность прогнозировать критические пределы трансформации отдельных частей биомов тайги региона, причем не только для ситуации, когда началось радикальное сокращение видового разнообразия, но и тогда, когда еще происходит его рост за счет появления новых, обычно южных видов. Нам представляется весьма важным проверить действие этой гипотезы в аналогичных условиях на других группах животных. Другой важный аспект этих наблюдений: подтверждена универсальность, многофункциональность общэкологических законов и гипотез, в том числе и в сфере действия ландшафтной экологии.

В ходе исследований мы пришли к заключению, что при прогнозе последствий антропогенной трансформации таежных ландшафтов следует обязательно учитывать длительность и интенсивность освоения данной территории в историческом плане – до начала исследуемых воздействий («точка отсчета»). Дело в том, что и отсутствие статистически доказуемых закономерностей тоже может являться весьма тревожным показателем (например ИВБ уже очень низкий и почти не варьирует), особенно в тех регионах, леса которых уже подверглись особенно интенсивному антропогенному воздействию (южная тайга Скандинавии). Поэтому

весьма важно заранее сделать оценку состояния ландшафтов и исторический анализ хозяйственной деятельности человека в каждом конкретном регионе, намеченном для исследования.

Интенсивный режим лесопользования (так называемая «скандинавская технология»), который подразумевает активное влияние человека на процесс формирования производных древостоев, приводит к ситуации, когда искусственный, нарушенный характер носят все этапы вторичной сукцессии лесных экосистем – от вырубок и молодняков до спелых насаждений. Это в корне изменяет условия среды обитания таежных животных Финляндии и Швеции и проявляется, в частности, в различиях ИВБ охотничьих животных на одинаково трансформированных рубками территориях по обе стороны границы, которые не всегда объяснимы только различиями в интенсивности (объеме) лесопользования. Поэтому мы рекомендуем территориально ограничить использование интенсивных скандинавских технологий, хотя бы частично выделяя крупные компактные массивы таежных лесов Северо-Запада России с высокой представленностью их старших возрастных категорий (более 20 %). Здесь восстановление экосистем могло бы происходить естественным путем, в соответствии с приобретающей поддержку в Скандинавии концепцией «естественных лесов» (Персон, 1999 и др.). Последнее положение одинаково важно как для России, так и для скандинавских стран. Его можно реализовать на самом северном из трех участков суши, названных нами «таежными коридорами», которые соединяют трансформированные таежные леса Скандинавии с основными массивами тайги Евразии.

В ходе изучения последствий фрагментации таежных лесов мы пришли к заключению, что начальные этапы фрагментации крупных массивов могут даже увеличивать видовое разнообразие населяющих их млекопитающих. Однако расчеты показали, что существенное сокращение фрагментов таежных лесов может иметь катастрофические для видового разнообразия животных последствия.

Мы постарались исследовать проблему, которая очень мало освещалась в научной литературе. Дело в том, что интенсивная фрагментация и трансформация лесов на достаточно больших территориях приводит к формированию своеобразного мозаичного антропогенного ландшафта с широким спектром вырубок разного возраста, молодняков, вторичных лесов и т.п. Каковы принципиальные отличия состояния фаунистических комплексов (видовое разнообразие, соотношение видов) и динамических процессов в популяциях млекопитающих на этих территориях по сравнению с аналогичными по естественной структуре лесов, но не затронутых рубками таежными ландшафтами? Установлено, что хотя видовое разнообразие мелких млекопитающих в трансформированных ландшафтах несколько возрастает, происходит это только за счет первичных консументов (мышевидные грызуны). Видовое разнообразие землероек наоборот – сокращается при усилении «несбалансированности» (рост индекса Паркера-Бергера). ИВБ охотничьих животных несколько выше в незатронутых рубками лесных ландшафтах. Выделяется группа видов (горностай, заяц-беляк, лось, лисица), численность которых в антропогенном мозаичном ландшафте в среднем выше. Таким образом, изменения разнообразия и численности существены и носят длительный характер. Как следствие этого – рост площадей, занятых такими антропогенными ландшафтами (что и происходит в действительности) приводит к значительным изменениям в состоянии фаунистических комплексов и численности популяций млекопитающих крупных регионов. Эти изменения по цепочке трофических связей могут отражаться на численности популяций других животных, например тетеревиных птиц («гипотеза альтернативных жертв»).

Однако и антропогенный ландшафт – достаточно неоднородная категория. В его рамках можно выделить сукцессионный ряд экосистемы, свойственный только данной территории (ПТК). При этом сукцессионные процессы в биоценологических группировках млекопитающих идут здесь не только согласно общим закономерностям, присущим всем сукцессионным процессам на вырубках но и, как показали наши исследования, с наличием четко выраженной специфики, обусловленной особенностями структуры и динамики данного ПТК. Более того, и трофические связи фитофагов с растительностью имеют в каждом случае свою специфику, без учета которой нельзя осуществлять прогнозы исследуемых процессов.

Материалы многолетних стационарных исследований позволяют заключить, что существуют совершенно четкие общие закономерности процессов заселения вырубок животными, изменения видового разнообразия, соотношения видов и численности млекопитающих в ходе восстановления экосистем на вырубках. Кроме того, наблюдается четкая территориальная (ландшафтная) специфика этих процессов. В результате на значительной части территории исследованного региона можно относительно точно прогнозировать ход сукцессионных процессов в видовых группировках и общие тренды динамики структуры фаунистических комплексов млекопитающих в связи с хозяйственным освоением лесов. Мы полагаем, что аналогичного рода ландшафтная специфика сукцессии биоценологических группировок может иметь место и для других групп видов животных.

На основе полученных данных предложена гипотеза «промежуточного восстановления» (гл.4). Она дает удовлетворительное объяснение установленному нами явлению весьма низкого видового разнообразия охотничьих животных в западной части исследованного региона (Восточная Финляндия). Скандинавская технология лесопользования предусматривает сокращение возраста рубки (менее 100 лет) и активное вмешательство человека в процесс формирования вторичных древостоев (интенсивные рубки ухода). В результате спектр экосистем ландшафта обедняется не только за счет исчезновения спелых и перестойных лесов, но и вторичных смешанных лесов (на их месте – хвойные одновозрастные монокультуры). Более того, - и вторая богатая видами промежуточная стадия (смешанные молодняки на зарастающих вырубках) исчезает в связи с активными лесохозяйственными мероприятиями. Все это резко снижает уровень видового разнообразия животных, в нашем случае – млекопитающих. Учитывая это, предлагается лимитировать применение интенсивных технологий лесопользования на территориях таежных лесов, представляющих высокую экологическую ценность (водоохранные и защитные, примыкающие к охраняемым территориям и т.п.).

Дать четкую классификацию исследованных видов по их реакции как непосредственно на рубку (изъятие материнского полога древостоя), так и на антропогенную трансформацию лесного покрова («отдаленные последствия») довольно сложно. Фактически существует скорее континуум разнообразных, в том числе территориально специфичных реакций, чем классификационный ряд. Поэтому мы намеренно отказались от естественного в данном случае желания исследователя классифицировать виды по их толерантности к антропогенным воздействиям. Этим мы хотим подчеркнуть, что постулат о том, что каждый вид занимает свою экологическую нишу, верен и в отношении сукцессионных процессов в экосистемах на вырубках. Чем лучше исследуется достаточно уникальная в каждом случае реакция вида, последующие изменения его численности и распределения в ходе сукцессии экосистем, тем меньше желания относить этот вид к той или иной категории. Нам представляется, что такая позиция обусловлена и тем, что мы смогли апробировать «многоуровневый» подход к проблеме, который расширил возможности регистрации специфичных черт реакций видов на трансформацию лесов Восточной Финляндии. Ведь видоспецифичность реакций на антропогенную трансформацию лесного покрова сочетается с региональной спецификой последующей рубки. Последняя обусловлена не только разной интенсивностью и технологией лесопользования в отдельных частях Восточной Финляндии, но и региональной спецификой производительности, породной и возрастной структуры лесов и их сукцессий после рубки, а также локальной спецификой («арены») происходящих процессов – структуры ПТК.

Мы считаем, что чрезвычайно важно исследовать и апробировать представленные здесь закономерности, зависимости и гипотезы на других группах животных и возможно – растений. Надеемся, что это удастся осуществить в ближайшем будущем – в ходе реализации новых научных проектов.

Специальное внимание в работе уделено оценке воздействия растительных млекопитающих на фитоценозы, прежде всего на их вторичную сукцессию на вырубках. Имеющиеся данные свидетельствуют, что формирование антропогенного мозаичного ландшафта определяет качественно новый уровень взаимодействий в звене млекопитающие-фитофаги – растительность. То же относится к последствиям фрагментации. Дело в том, что интенсивное

взаимодействие в этом звене не ограничивается только вырубками или молодняками, но по нашему мнению, даже усиливается в опушечных зонах, сохранившихся от рубки фрагментах и прилежащих к трансформированным экосистемам массивах таежных лесов. Кроме того, в пределах исследованного региона можно выделить ландшафты (ПТК) с такой структурой и динамикой, которая обуславливает более интенсивный уровень таких взаимодействий. На этих территориях присутствие и степень представленности целого ряда видов листовых древесных и кустарниковых растений (осина, ива, рябина), отчасти и сосны, в значительной мере определяется воздействием млекопитающих-фитофагов.

Выводы.

1. Антропогенная трансформация лесных экосистем в ходе лесозексплуатации в значительной мере изменяет структуру местообитаний, видовое разнообразие и численность популяций млекопитающих и тетеревиных птиц Восточной Фенноскандии. Наряду с наличием общих закономерностей, степень и характер этих изменений имеет четко выраженную региональную и ландшафтную специфику, которую необходимо учитывать при прогнозе ожидаемых последствий.

2. При исследовании воздействия антропогенной трансформации лесных ландшафтов на таежные териокомплексы наиболее эффективно использование комплекса методических приемов, объединяющего методы западноевропейского и российского направлений ландшафтной экологии. К первым относятся система деления территории на квадраты и соответствующая ей серия приемов статистического анализа, использование принципов "островной" экологии при анализе последствий фрагментации лесного покрова и некоторые другие. Ко вторым - ландшафтная классификация западной части таежной зоны России и соответствующая ей ландшафтная карта, использование ландшафтных комплексов сукцессионных рядов и принципов биогеоценологии В.Н.Сукачева и др.

3. Успешно апробирован «многоуровневый» принцип исследований: от уровня крупных регионов (Восточная Финляндия, Карелия) и их частей, соответствующих таежным подзонам (северная, средняя и финляндская часть южной тайги), далее - к ландшафтным (лесорастительным) районам и ландшафтам, затем - на уровне отдельных частей контура одного и того же ландшафта ("заповедная" и "трансформированная" территории) с переходом к биогеоценозу ("контроль" и сукцессия биогеоценологических группировок млекопитающих на серии "опытных" участков) и в конечном счете - к популяциям отдельных видов (от крупных хищников до мелких насекомых).

4. Исследование проблемы на уровне крупных регионов позволило выявить наличие тесных взаимосвязей между структурой современного лесного ландшафта и видовым разнообразием (индексом видового богатства) охотничьих животных. При этом выявлено своеобразное проявление общеэкологических закономерностей (правило "минимума", гипотеза "промежуточного нарушения"). После соответствующего статистического анализа удалось установить ключевые показатели структуры лесного покрова, изменение которых выше выявленных пределов может привести к деградации фаунистических комплексов.

5. Ландшафт (ПТК) является важной территориальной экологической единицей, стоящей между биомом и биогеоценозом, на уровне которого возможно и целесообразно объективные оценка и прогнозирование последствий современных форм глобальной трансформации лесного покрова для млекопитающих и птиц. При этом важно учитывать конкретные территориальные особенности структуры не только особенно динамичного в данном случае лесного покрова, но и формально не меняющихся в ходе лесозексплуатации компонентов ландшафта - рельефа, заболоченности, продуктивности почв и т.п.. Эти компоненты могут быть в числе определяющих степень и характер происходящих изменений факторов.

6. Радикальная фрагментация спелых хвойных лесов в результате рубки леса приводит к обеднению видового разнообразия, сокращению численности оставшихся видов и ее дестабилизации. В сохранившихся после рубки массивах сосняков различной степени фрагментированности формируются различные по составу, разнообразию и устойчивости груп-

пировки мелких млекопитающих. Наиболее интенсивная степень фрагментации (сокращение площади "островов" хвойного леса до 1-2 га и менее) приводит к формированию нестабильных и предельно упрощенных биоценологических группировок мелких млекопитающих, насчитывающих только 1-2, реже 3 постоянных вида.

7. Антропогенная трансформация спелых хвойных лесов приводит к существенным изменениям и в динамике численности населяющих эти леса мелких млекопитающих: при значительном совпадении "волн" динамики численности, в трансформированных рубками лесах наблюдаются более резкие, чем в коренных хвойных лесах, колебания численности зверьков как по годам, так и по сезонам. Видовое разнообразие и стабильность населения землероек в ненарушенных хвойных лесах выше, а мышевидных грызунов напротив - ниже, чем в трансформированных рубками лесных ландшафтах.

8. Главные различия в структуре фаунистических группировок и численности мелких млекопитающих между крупными территориями трансформированных и ненарушенных рубками лесных ландшафтов заключаются в соотношении и обилии видов, расположенных по степени доминирования в спелых хвойных лесах на 3-7 месте (темная полевка, полевка-экономка, равнозубая, малая и средняя бурозубки).

9. Сукцессия биогеоценологических группировок мелких млекопитающих на вырубках Восточной Фенноскандии при наличии общих закономерностей процесса, в значительной степени варьирует как в связи с типом коренного биогеоценоза, подвергшегося трансформации (сосняк, ельник и их типологические варианты) так и в связи с ходом сукцессии фитоценоза данной территории (в соответствии с принципом ландшафтных комплексов сукцессионных рядов). Характерной чертой сукцессии биоценологических группировок мелких млекопитающих на вырубках является последовательная смена доминирующих видов полевков. Факт доминирования на вырубках того или иного из трех фоновых видов полевков (темная, полевка-экономка, рыжая полевка) зависит от комплекса факторов, в числе которых и показатели, зависящие от структуры ландшафта (тип растительности и характер ее сукцессии, рельеф и мозаичность).

10. Реакция млекопитающих и тетеревиных птиц на лесозексплуатацию видоспецифична. Если рассматривать все, достаточно многообразные аспекты последствий антропогенной трансформации таежных ландшафтов, то нет двух видов с идентичной реакцией. Фактически между видами с крайними формами реакций, позитивной (темная полевка, экономка, горностай) и негативной (красная полевка, равнозубая бурозубка, глухарь) наблюдается континуум разнообразных реакций. Это доказывает высокую способность таежной биоты к сохранению стабильности в условиях меняющихся внешних воздействий.

11. В трансформированных рубками лесах у растительноядных видов и хищников-млекопитающих происходит изменение сложившихся трофических связей. У млекопитающих-фитофагов изменения затрагивают не только запас и структуру кормовых ресурсов, но и состав зимнего рациона. При этом избирательность повреждений оказывает влияние на состав формирующихся после рубки древостоев. В пределах таежной зоны Восточной Фенноскандии выделены ландшафты, в которых наблюдается особенно сильное влияние млекопитающих-фитофагов на формирование вторичных лесных фитоценозов.

12. Для сохранения таежных фаунистических комплексов Фенноскандии очень важно состояние лесного покрова на территории, названной нами "северо-таежным коридором". Он расположен в средней части Карелии, между Онежским озером и Белым морем и характеризуется сравнительно высоким видовым богатством охотничьих животных и относительно хорошей сохранностью коренных таежных экосистем. В случае интенсивной эксплуатации и деградации экосистем этого "коридора" фактически произойдет изоляция популяций таежных видов Скандинавии от основной части их ареалов в таежной зоне Евразии, с соответствующими негативными, возможно катастрофическими последствиями. Поэтому для этой территории предлагается создать научно обоснованную сеть охраняемых территорий, которая обеспечила бы непрерывность ареалов таежных ("сибирских") видов животных и растений.

13. В системе иерархической классификации экосистем ландшафт, как территориально сопряженный комплекс экосистем, определяющий тренды вторичной сукцессии биогеоценотических группировок животных и в целом - их совершенно специфичную для данной территории мозаику, с полным правом может занимать промежуточную, но стабильную позицию между биомом и биогеоценозом. "Стабильность" позиции подтверждается жесткой детерминированностью структуры лесного покрова, которая фактически сохраняет свою специфику даже после катастрофических воздействий (концентрированные рубки) проявляя ее в специфике трендов вторичной сукцессии сообществ животных и растений.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Курхинен Ю.П. О зимнем питании лося в южной Карелии //В кн.: Биологические проблемы Севера. VIII симпозиум. Тез. докладов. Апатиты, 1979. С. 118-119.
2. Курхинен Ю.П. О летней экологии лося в южной Карелии //В кн.: Проблемы рационального использования биологических ресурсов Севера. Тезисы молодеж. научн. конференции северных филиалов АН СССР 23-25 мая 1979 г. Сыктывкар, 1979. С. 28-29.
3. Курхинен Ю.П. О лесохозяйственном значении растительноядных млекопитающих Карелии //В кн.: проблемы комплексного использования и охраны природы. Тезисы докладов на республиканской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов 20 ноября 1981, г. Петрозаводск, 1981. С. 74-76.
4. Курхинен Ю.П. О лесохозяйственном значении полевков в Карелии //В кн.: Вопросы экспериментальной ботаники и зоологии. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск, 1981. С. 18-20.
5. Курхинен Ю.П. Нивальный фактор среды в экологии мелких млекопитающих Карелии //В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР. Тезисы конференции молодых ученых-биологов 23-25 ноября 1982 г. Петрозаводск, 1982. С. 28-30.
6. Курхинен Ю.П., Ивантер Т.В. Влияние различных способов осветления хвойно-лиственных молодняков на численность и видовой состав мелких млекопитающих //В кн.: Состояние лесных биогеоценозов после обработки 2.4-Д. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 68-76.
7. Курхинен Ю.П. Изменение среды обитания, характера размещения и численности растительноядных млекопитающих в связи с лесозаготовкой //В кн.: Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 100-109.
8. Курхинен Ю.П. Влияние лося на возобновление сосны в Карелии // В кн.: Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Тезисы докладов. Уфа, БФ АН СССР, 1985. С. 33.
9. Курхинен Ю.П. Изменение среды обитания таежных млекопитающих в связи со сплошными концентрированными рубками в лесных ландшафтах // В кн.: Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 88-101.
10. Курхинен Ю.П. Влияние сплошных концентрированных рубок на численность и биотопическое размещение таежных млекопитающих в лесных ландшафтах южной Карелии // Там же. С. 101-106.
11. Курхинен Ю.П. Опыт применения учета зимних экскрементов для оценки абсолютной численности лося //В кн.: Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тезисы докладов, М., 1986. Ч.1. С. 158-159.
12. Курхинен Ю.П. Влияние млекопитающих на растительность таежных биогеоценозов в условиях антропогенной трансформации лесных ландшафтов Карелии //В кн.: Продуктивность таежных биогеоценозов. Тезисы докладов. Красноярск, 1986. С. 93.
13. Курхинен Ю.П. Воздействие сплошных концентрированных рубок леса на структуру биоценотических группировок, численность и размещение мелких млекопитающих сред-

- ней тайги //В кн.: Териология, орнитология и охрана природы. Тезисы докладов XI Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Якутск, ЯФСО АН СССР, 1986. С.47.
14. Курхинен Ю.П. К проблеме комплексного ведения лесного и охотничьего хозяйства в условиях интенсивной лесозаготовки //В кн.: Проблемы развития лесного комплекса Карелии в XII пятилетке. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1986. С. 75-76.
 15. Громцев А.Н., Курхинен Ю.П., Сазонов С.В.. Некоторые проблемы антропогенной трансформации среднетаежных ландшафтов //В кн.: Пути решений региональных проблем охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов в КАССР (тез.докл.). Петрозаводск, 1987. С.53-54.
 16. Курхинен Ю.П. Экологические аспекты комплексного ведения лесного и охотничьего хозяйства в условиях интенсивной эксплуатации лесов таежной зоны //В кн.: Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. Тез.докл. Всесоюзной конференции. Москва, 1987. С. 85-86.
 17. Курхинен Ю.П. Некоторые аспекты проблемы комплексного ведения лесного хозяйства в условиях интенсивной эксплуатации лесов Карелии //В кн.: Научно-технический прогресс и развитие науки (тез.докл.). Петрозаводск, 1987. С. 94-95.
 18. Курхинен Ю.П. Воздействие интенсивной лесозаготовки на терриокомплексы биогеоценозов Европейской средней тайги //В кн.: Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Тез. Всесоюзного совещания. М., 1987. Т.1. С. 61-65.
 19. Курхинен Ю.П. Влияние сплошных концентрированных рубок леса на структуру населения и численность землероек //Там же. Т.П. С.3-4.
 20. Курхинен Ю.П. Структура населения и численность мышевидных грызунов на вырубках Карелии //Там же. Т.П. С. 17-18.
 21. Курхинен Ю.П. Воздействие сплошных концентрированных рубок на кормовые ресурсы и численность растительноядных млекопитающих Карелии //В кн.: Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М., Наука, 1987. С. 18-31.
 22. Курхинен Ю.П. Охотничье хозяйство в условиях интенсивного лесопользования //В кн.: Проблемы лесопользования в Карельской АССР. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 32-101.
 23. Курхинен Ю.П. К проблеме ведения лесного и охотничьего хозяйства в лесном комплексе таежной зоны //В кн.: Проблемы и перспективы развития комплексных лесных предприятий Европейско-Уральской зоны РСФСР. Тез.докл. Петрозаводск, 1988. С. 81-84.
 24. Щербак Н.М., Курхинен Ю.П. и др. Лесной комплекс Карелии. Буклет. Петрозаводск, 1988. 4с.
 25. Курхинен Ю.П. Факторы, влияющие на интенсивность повреждения посем сосновых молодняков Карелии //В кн.: Удобрения и гербициды в лесных питомниках и культурах. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 151-163.
 26. Курхинен Ю.П. Воздействие сплошных концентрированных рубок леса на структуру таежных терриокомплексов //В кн.: Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии. Тез. докл. Петрозаводск, 1989. С. 25-28.
 27. Кучко А.А., Белоусова Н.А., Курхинен Ю.П., Лазарева И.П., Морозова Р.М. Валаам - феномен природы (из серии Природа и человек). Петрозаводск, 1988. 150 с.
 28. Курхинен Ю.П. К экологии рыжей полевки в условиях интенсивной лесозаготовки //В кн.: Грызуны. Тез.докл. Всесоюзного совещания. Свердловск, 1988. С. 27-28.
 29. Волков А.Д., Громцев А.Н., Еруков Г.В., Караваяев В.Н., Коломыцев В.А., Курхинен Ю.П. и др. Экологическое и хозяйственное районирование среднетаежной подзоны Карельской АССР: Методические рекомендации. Петрозаводск, 1989. 60 с.
 30. Волков А.Д., Курхинен Ю.П., Оптимизация лесохозяйственной деятельности в связи с ведением охотничьего хозяйства в лесах Карельской АССР. Петрозаводск, 1988. 40 с.

31. Курхинен Ю.П., Сазонов С.В., Шелехов А.М. К методике авиаучета тетеревиных птиц в таежной зоне // В кн.: Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тез. докл. Уфа, Башкирское кн.изд. 1989. С.391-392.
32. Курхинен Ю.П., Шелехов А.М. Использование ландшафтной карты при разработке кадастра охотничьих угодий таежной зоны // Там же. С. 129-139.
33. Курхинен Ю.П. Лесные млекопитающие // В кн.: Книга юного лесовода. 2-е изд. Петрозаводск, Карелия, 1989. С. 129-134.
34. Курхинен Ю.П. Проблемы охраны редких животных // Там же. С. 248-253. 33. Влияние леса на формирование лесных молодняков Карелии // в кн.: Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР. Москва, Наука, 1988. С. 53-55.
35. Волков А.Д., Громцев А.Н., Еруков Г.В., Караваев В.Н., Коломыцев В.А., Курхинен Ю.П., Лак Г.Ц., Пыжик А.Ф., Сазонов С.В., Шелехов А.М. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск, 1990. 284 с.
36. Курхинен Ю.П. Воздействие рубок леса на структуру таежных териокомплексов средней тайги // В кн.: V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. Москва, 1990. С. 242-243.
37. Курхинен Ю.П. Плотность популяций землероек и мышевидных грызунов // В кн.: Медико-географический справочник Карельской АССР. Петрозаводск, КНЦ АН СССР, 1990. С. 50-51. 36. Воздействие рубок леса на структуру сообществ и трофические связи растительноядных млекопитающих средней тайги // В кн.: Проблемы лесоведения и лесной экологии. Тез. докл. Москва, 1990. Ч. II. С. 340-342.
38. Курхинен Ю.П. К экологии и лесохозяйственному значению леса в условиях антропогенной трансформации ландшафтов средней тайги // В кн.: Совершенствование научного обеспечения лесохозяйственного производства. Тез. докл. М., 1990, С.94.
39. Курхинен Ю.П. Экология леса в условиях антропогенной трансформации сосняков средней тайги // В кн.: Тезисы докладов III международного симпозиума по лесу. Сыктывкар, 1990. С. 66.
40. Курхинен Ю.П. Опыт использования авиации в ландшафтных исследованиях лесных охотничьих угодий // В кн.: Аэрокосмический мониторинг таежных лесов. Тезисы докладов Всесоюзной конференции. Красноярск, 1990. С. 136-137.
41. Волков А.Д., Коломыцев В.А., Курхинен Ю.П., Громцев А.Н.). Экосистемы ландшафтов северо-запада средней тайги: проблемы их антропогенной трансформации и устойчивости // В кн.: Проблемы устойчивости биологических систем. Тезисы докладов. Харьков, 1990. С. 343-345.
42. Курхинен Ю.П. Оценка воздействия леса на формирование фитоценозов на вырубках запада средней тайги // В кн.: II Всесоюз. научно-техн. конференция «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов. М., 1991. Ч. I. С. 193-194.
43. Курхинен Ю.П. Экология и лесохозяйственное значение леса в условиях антропогенной трансформации сосняков средней тайги. // В кн.: Эколого-географические проблемы сохранения и восстановления лесов Севера. Тезисы докладов Всесоюзной научной конференции. Архангельск, 1991. С.91-93.
44. Кучко А.А., Коломыцев В.А., Кравченко А.В., Курхинен Ю.П., Сазонов С.В.). Экологическая ситуация в Карелии. Петрозаводск, 1993. 207 с.
45. Kurhinen J., H. Linden, P. Helle. Enlarged wilderness areas maintain viable game populations: a comparison between Finland and Karelia. Arctic center. Univ of Lapland. Rovaniemi, 1994. P. 23
46. Волков А.Д., Громцев А.Н., Еруков Г.В., Караваев В.Н., Коломыцев В.А., Курхинен Ю.П., Рукусов С.И., Сазонов С.В., Шелехов А.М. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск, 1995. 194 с.
47. Volkov A., Gromtsev A., Kurhinen J., et al. The investigations of forest landscapes in Eastern Fennoscandia (Russian Karelia): some results and perspectives. Research in eastern Europe to solve nature conservation problems in the Nordic countries. Uppsala, 1995. P.60.

48. Волков А.Д., Громцев А.Н., Еруков Г.В., Курхинен Ю.П. Итоги исследований географических ландшафтов Карелии // В кн.: 50 лет Карельскому Научному центру Российской Академии наук. Петрозаводск, 1996. С. 156-158.
49. Белкин В.В., Данилов П.И., Блюдник Л.В., Кавышнев В.Я., Курхинен Ю.П., Марковский В.А., Линден Х., Хелле П., Хелле Э. Опыт оценки распространения и численности охотничьих животных в Восточной Фенноскандии // В кн.: Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров, 1997. С. 67-68.
50. Данилов П.И., Белкин В.В., Курхинен Ю.П., Линден Х., Хелле П., Нюхольм Э.). Сравнительная оценка обитания охотничьих животных в Карелии и Финляндии // Там же. С. 98-99.
51. Kurhinen J., Gromtsev A.N., Danilov P.I., Linden H., Helle P. Impact of Old Coniferous Forests on Game Animal Diversity in Eastern Fennoscandia // Biotic regulation of the environment. Petrosavodsk, 1998, 266-268.
52. Курхинен Ю.П., Волков А.Д., Громцев А.Н., Данилов П.И., Линден Х., Хелле П. Значение коренных лесов для сохранения видового разнообразия охотничьих животных в Карелии и Восточной Финляндии // В кн. "Коренные леса таежной зоны Европы" Петрозаводск, 1999, с.27-32.
53. Курхинен Ю.П., Кутенков А.П. Влияние фрагментации хвойных лесов на мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии // "Коренные леса таежной зоны Европы" Петрозаводск, 1999, с.149-151.
54. Linden H., Danilov P., Gromtsev A., Helle P., Kurhinen J. Divergent wildlife communities meet at the Finish-Russian border // International Union of Game Biologist XXIVth congress. Abstracts. Thessaloniki, Greece, Sept. 20-24, 1999, p.XXXI.
55. Kurhinen J., Volkov A.D., Gromtsev A.N., Danilov P.I., Linden H., Helle P. Implication of primeval forest for the maintenance of game animal species diversity in Karelia and East Finland. Primeval forest in the European taiga zone: the resent state and conservation problems. Proceeding of the International Scientific and Practical Conference. Petrozavodsk, 1999, p. 22-25.
56. Linden H., Danilov P., Gromtsev A., Helle P., Ivanter E., Kurhinen J. Large-scale corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife Biology, 6, 2000. P.179-188.
57. Курхинен Ю.П., Кутенков А.П. Мелкие млекопитающие как индикатор последствий фрагментации коренных сосновых лесов Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2001.(в печати).
58. Данилов П.И. и др. Млекопитающие. // В кн. Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск, 2001 (моногр. сборник, в печати).
59. А.Д.Волков, Белоногова Т.В., Громцев А.Н., Курхинен Ю.П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем Северо-Запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск, 2002. (колл. монография, в печати).